

SÉRIE A, N° 1897

N° D'ORDRE

2764

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

FERNAND PELLISSIER.

1^{re} Thèse : **Etude de l'ontogénie du système ligneux
des diverses phylles et de leur agencement
dans la tige de *Cucurbita Pepo* (Linn.).**

2^{me} Thèse : **Propositions données par la Faculté.**

Soutenues le

1939, devant la Commission d'examen

Président : MM. GUILLIERMOND,

Examineurs : { COMBES,
 { DAUPHINE.

LONS-LE-SAUNIER

IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE MAURICE DECLUME

1939

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.

Doyen..... C. MAURAIN, Professeur, Physique du Globe.

Professeurs honoraires.



H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
ÉMILE PICARD.
LÉON BRILLOUIN.
GUILLET.
PÉCHARD.
FREUNDLER.
AUGER.

DANGEARD.
LESPIEAU.
MARCHIS.
VESSIER.
PORTIER.
MOLLIARD.
LAPICQUE.
G. BERTRAND.

ABRAHAM.
CH. FABRY.
LÉON BERTRAND.
WINTREBERT.
DUBOSQ.
BOHN.
RABAUD.

PROFESSEURS

M. CAULLERY..... T Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Emile BOREL..... T Calcul des probabilités et Physique mathém.
Jean PERRIN..... T Chimie physique.
E. CARTAN..... T Géométrie supérieure.
A. COTTON..... T Recherches physiques.
J. DRACH..... T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
Charles PÉREZ..... T Zoologie.
M. GUICHARD..... T Analyse et mesures chimiques.
Paul MONTEL..... T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.
L. BLARINGHEM... T Botanique.
G. JULIA..... T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
C. MAUGUIN..... T Minéralogie.
A. MICHEL-LÉVY... T Pétrographie.
H. BÉNARD..... T Mécanique expérimentale des fluides.
A. DENJOY..... T Application de l'analyse à la Géométrie.
L. LUTAUD..... T Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH.... T Physique.
N..... Physique théorique et physique céleste.
E. DARMOIS..... T Enseignement de Physique.
A. DEBIERNE..... T Physique Générale et Radioactivité.
A. DUFOUR..... T Physique (P.C.B.).
L. DUNOYER..... Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND. T Botanique.
M. JAVILLIER..... T Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY..... T Physiologie comparée.
F. PICARD..... Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Henri VILLAT.... T Mécanique des fluides et applications.
Ch JACOB..... T Géologie.
P. PASCAL..... T Chimie générale.
M. FRÉCHET... .. T Calcul différentiel et Calcul intégral.
E. ESCLANGON.... T Astronomie.
M^{me} RAMART-LUCAS. T Chimie organique.
H. BÉGHIN..... T Mécanique physique et expérimentale.
FOCH..... Mécanique expérimentale des fluides.

PAUTHENIER..... Physique (P.C.B.).
DE BROGLIE..... T Théories physiques.
CHRÉTIEN..... Optique appliquée.
P. JOB..... Chimie générale.
LABROUSTE..... Physique du Globe.
PRENANT..... T Anatomie et Histologie comparées.
VILLEY..... Mécanique physique et expérimentale.
COMBES..... T Physiologie végétale.
GARNIER..... T Mathématiques générales.
PÉRÈS..... Mécanique théorique des fluides.
HACKSPILL..... Chimie (Minérale).
LAUGIER..... T Physiologie générale.
TOUSSAINT..... Technique Aéronautique.
M. CURIE..... Physique (P.C.B.).
G. RIBAUD..... T Hautes températures.
CHAZY..... T Mécanique rationnelle.
GAULT..... Chimie (P.C.B.).
CROZE..... Recherches physiques.
DUPONT..... T Théories chimiques.
LANQUINE..... T Géologie structurale et géologie appliquée.
VALIRON..... Mathématiques générales.
BARRABÉ..... Géologie structurale et géologie appliquée.
MILLOT..... Biologie animale (P. C. B.).
F. PERRIN..... Théories physiques.
VAYON..... Chimie organique.
G. DARMOIS..... Calcul des probabilités et Physique mathém.
CHATTON..... T Biologie maritime.
AUBEL..... Chimie biologique.
Jacques BOURCART. Géographie physique et Géologie dynamique.
M^{me} JOLIOT-CURIE.. Physique générale et Radioactivité.
PLANTEFOL..... Biologie végét. (P.C.B).
CABANNES..... Enseignement de Physique.
GRASSÉ..... Biologie anim. (P.C.B).
PRÉVOST..... Chimie (P.C.B.).
BOULIGAND..... Mathématiques.
CHAUDRON..... Chimie (P. C. B.).

Secrétaire.....
Secrétaire honoraire.....

A. PACAUD.
D. TOMBECK



A LA MÉMOIRE DE MA MÈRE.

A MA FEMME.

A MON PÈRE.

A MON FRÈRE, A MES SŒURS.

A MA FAMILLE.

A MES BEAUX PARENTS.

A MES AMIS.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

AVANT-PROPOS.

Avant d'aborder l'exposé de notre travail, c'est pour nous un très agréable devoir, d'exprimer notre reconnaissance et notre vive gratitude à toutes les personnes qui, à des titres divers, ont contribué à faciliter notre tâche et à la mener à bien.

C'est tout d'abord à Monsieur le Professeur C. GABRIEL, notre Maître, que doivent s'adresser tous nos remerciements. C'est à lui que nous devons l'idée première de nos recherches ; et nous avons bénéficié, non seulement de ses conseils éclairés, mais aussi de ses documents en coupes, dessins et techniques, accumulés durant cinq années qu'il avait consacrées à l'étude des Cucurbitacées, à la poursuite d'un but assez différent de celui qui fait l'objet de notre travail actuel. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre gratitude, pour la patience avec laquelle il nous dirigea et l'affectueuse amitié dont il a bien voulu nous honorer.

A Monsieur DAUPHINE, Maître de conférences adjoint à la Sorbonne, Directeur du Laboratoire de Travaux Pratiques de Biologie végétale, à qui nous devons exprimer plus particulièrement nos sincères remerciements pour l'excellent accueil que nous avons trouvé auprès de lui et la compétence avec laquelle il a bien voulu nous conseiller et nous guider dans l'orientation et la mise au point du présent mémoire. Ses patients et précieux encouragements nous ont puissamment aidé ; nous le prions d'agréer notre respectueuse reconnaissance.

A Monsieur le Professeur GUILLIERMOND, Membre de l'Institut, dont nous ne pouvons oublier les témoignages de bienveillance à notre égard et la sollicitude particulière dont il

nous a honoré. Il nous fait aujourd'hui l'honneur de présider la soutenance de notre thèse ; qu'il nous permette de l'en remercier profondément.

A Monsieur le Professeur COMBES que nous prions d'agréer notre respectueuse reconnaissance pour le grand honneur qu'il nous fait en acceptant de juger notre travail.

A Monsieur le Doyen CORNIL, de la Faculté de Médecine et Pharmacie de Marseille, sympathiquement intéressé à nos recherches, Monsieur le Professeur CHEVALLIER, Assesseur du Doyen, Messieurs les Professeurs RIMATTEI, ROCHE, Monsieur le Professeur Agrégé QUINTARET, qui nous ont témoigné leur haute bienveillance.

Nous n'aurions garde, enfin, d'oublier nos amis et collègues du Laboratoire d'Histoire Naturelle, que nous avons toujours trouvés inlassablement dévoués et qui ont grandement contribué à faciliter notre tâche ; nous les prions également d'agréer nos sincères remerciements.

INTRODUCTION.

Les chercheurs qui, depuis plus de deux siècles se sont occupés de la constitution des plantes vasculaires et de leur ontogénie, ont donné à la science des travaux aussi variés que nombreux. La morphologie et la structure intime du végétal ont posé un problème que les interprétations les plus diverses ont essayé de résoudre.

Certains auteurs ont vu dans la plante une entité suffisamment établie pour n'être pas discutée. Ils se sont appliqués à donner, d'abord du point de vue morphologique, puis au point de vue anatomique des définitions de plus en plus précises des parties fondamentales du végétal. Les trois membres, tige, racine et feuille sont indépendants et possèdent une individualité complète.

D'autres chercheurs, frappés par la répétition de certaines parties, s'efforcent au contraire de prouver que la plante est en définitive un complexe dans lequel, avec des modalités différentes, ils cherchent à établir quelle est l'unité constitutive. Les différents membres n'ont pas selon eux la même valeur, et c'est ainsi que la structure de l'axe leur paraît si étroitement liée au nombre et à la disposition des appendices que cette partie ne peut plus être considérée indépendamment. La tige est ainsi un complexe ou, pour quelques-uns, une unité doublée d'un complexe formé par la somme des bases foliaires ou phytonnaires, et la plante peut être considérée comme une colonie végétale.

C'est à ces dernières catégories de travaux que se rattache le présent mémoire ; et le rapide exposé chronologique des recherches ayant trait à cette partie de la Botanique, nous a paru digne d'être évoqué.

Nous le diviserons en quatre grandes périodes :

1° Les précurseurs (de LA HIRE à GAUDICHAUD).

2° Les grandes théories, où pour la commodité de l'exposé nous étudierons d'abord la théorie de GAUDICHAUD et ses controverses, puis les autres théories.

3° Les théories de CHAUVEAUD de la phyllorhize et de l'évolution de l'appareil conducteur, ainsi que de l'accélération basifuge.

4° Les travaux et interprétations récents.

A la suite de cet exposé, dans un chapitre spécial, nous classerons et critiquerons les diverses théories ontogéniques ; nous définirons enfin l'objet précis de nos recherches.

I. Exposé analytique des théories et recherches sur la constitution des plantes vasculaires.

1. Les précurseurs.

En 1708 déjà, à une époque où les moyens d'investigation étaient loin de valoir ceux dont nous disposons actuellement, LA HIRE [121], considérant chaque bourgeon comme une graine, regardait la production de cette graine comme une plante nouvelle. Il envisageait la tige comme formée par des portions radiculaires des bourgeons, « *les feuilles engendrant des filets qui s'allongent jusqu'à la base* ». Avec lui était née l'hypothèse de la complexité du végétal que paraissent avoir soutenue MOELLER (C. F.) [150], DARWIN [71], COTTA [68] et MEYER [147]. GOETHE [108] envisageait l'origine de toutes les parties de la plante dans un seul organe qui, élément fondamental, possédait en bas la nature caulinare, en haut la nature foliaire. Pour DUPETIT THOUARS en 1806 [89], les couches annuelles étaient dues aux émissions radiculaires des bourgeons, et en 1829 AGARDH [1], dans son essai sur le développement intérieur des plantes, admettait à son tour que « *l'axe de la plante était formé par la somme des bases foliaires* ».

Par contre en 1759 WOLFF [202] avait considéré la tige et les feuilles comme des membres essentiellement différents et indépendants.

2. A. La théorie de Gaudichaud et ses controverses.

Mais c'est avec GAUDICHAUD en 1841 et 1843 [104-105-106] que nous arrivons à la théorie la plus complète sur la continuité du végétal. Dans sa théorie du *Phyton*, la tige est une association de rachis phytonnaires. Le phyton constituant l'unité fondamentale « *est toujours composé d'une manière plus ou moins complète de quatre parties disitnctes : une tigelle ou mérithalle tigellaire, un pétiole ou mérithalle pétio-laire, un limbe ou mérithalle limbaire et une radicule ne*

« se développant généralement que dans l'acte de la germination ». Le phyton est libre dans sa portion supérieure correspondant à la feuille, tandis qu'il est soudé à d'autres phytons voisins dans la partie de sa longueur correspondant à la tige et à la racine, « les vaisseaux du phyton supérieur pénétrant entre les tissus du système ascendant des méristhalles inférieurs ». GAUDICHAUD admettait ainsi que le phyton progressait par sa partie descendante vers la base du végétal. Par contre DE MIRBEL, qui en 1816 [148] avait soutenu que l'accroissement de la tige se faisait par un tissu générateur, le cambium, n'ayant rien de commun avec les productions et épaisissements gemmaires et foliaires, oppose en 1843 [149] à GAUDICHAUD ses idées sur l'unité obsolue du végétal et le principe que « les filets naissent des parties inférieures » et se développent vers la feuille, c'est-à-dire de bas en haut. Pour SCHULTZ la croissance des plantes se fait uniquement par la répétition des mêmes parties auxquelles il donne le nom d'anaphytons [175]. Cinq ans plus tard, en 1848, LESTIBOUDOIS [131] montre dans plusieurs plantes la relation qui existe entre les faisceaux vasculaires de la tige et la disposition des feuilles ; mais il admet résolument une ramification des faisceaux vasculaires primitifs de la tige. C'est l'opinion de SCHACHT [171] qui ajoute que les faisceaux foliaires partent de la portion interne des faisceaux primaires de la tige, et s'accroissent de bas en haut comme l'a soutenu DE MIRBEL. D'ailleurs TRECUL [182-184] en 1853 montrera que les faisceaux ne descendent pas plus de la feuille qu'ils ne montent de la racine, puisque, « il peut se développer du bois et de l'écorce nouvelle à la surface des arbres qui ont été dépouillés de leur écorce » aussi bien sur des lambeaux attachés par le sommet ou par la base. D'après CLOS [63] les faisceaux fibro-vasculaires primitifs de la racine sont la continuation des faisceaux fibro-vasculaires de la tige, dont le nombre est réduit dans le pivot par la confluence de plusieurs en un seul. Mais la théorie du *Phyton* devra connaître une faveur nouvelle avec HANSTEIN en 1857 [119] qui, admettant les idées de GAUDICHAUD, mais seulement en ce qui concerne les formations primaires, refuse de considérer les faisceaux foliaires comme de simples ramifications des faisceaux propres à la tige, constate que les faisceaux primordiaux augmentent de grosseur du bas vers le haut, et s'attache ainsi

à prouver que les faisceaux primaires de la tige ne sont que sous la dépendance foliaire. Il adopte le terme de « *trace foliaire* », unité distincte jouant, dans le cercle vasculaire commun, le rôle de feuilles distinctes et séparées.

En 1858 MOHL (H.) [151] est d'avis que les faisceaux vasculaires prennent naissance dans la tige et de là passent dans les feuilles ; il admet les idées de DE MIRBEL et SCHACHT et se proclame adversaire de la théorie de DUPETIT THOUARS. A la même époque NOEGELI [157] accepte avec quelques réserves les conclusions de HANSTEIN. Il observe comme lui certains rapports étroits entre la disposition des feuilles et l'arrangement des faisceaux dans la tige ; il appelle ainsi « *faisceaux communs* » des éléments qui, ayant la valeur des traces foliaires de HANSTEIN, se rendent par leur extrémité supérieure dans les feuilles. Mais il admet d'autre part des « *faisceaux caulinaires* » dont les extrémités supérieures vont dans le point végétatif de la tige, sans pénétrer dans les feuilles, et des « *faisceaux foliaires* » qui appartiennent exclusivement aux feuilles.

2. B. Les grandes théories.

En 1872 VAN TIEGHEM [189] expose les grandes lignes de sa théorie stélisque qu'il complète en 1891 [194]. Admettant l'unité du végétal il s'applique à donner à ses trois membres : racine, tige et feuille une définition stricte basée sur l'anatomie du système conducteur ; de plus VAN TIEGHEM admet dans chaque membre de la plante trois régions : épiderme, écorce et cylindre central, que l'on s'efforcera d'identifier avec les trois tissus d'HANSTEIN [120] : dermatogène, périblème et plérôme issus du cloisonnement des initiales du méristème terminal.

BERTRAND (C. E.) en 1881 [6], désirant apporter plus de précision encore dans les définitions des différents membres de la plante, applique au faisceau lui-même une définition géométrique. Distinguant un faisceau monocentre, un faisceau bicentre et un faisceau polycentre il indique un plus grand nombre d'unités, ajoutant aux trois membres étudiés par VAN TIEGHEM les notions de porte-racines, de stipe et de fronde. Il admet également l'unité du végétal comme VAN

TIEGHEM, WOLFF et BRAUN (A.) qui en 1851 [37] basait sur la morphologie une distinction nette et précise des différentes parties du corps de la plante. BERTRAND décrit sous le nom de « *divergeant* » une masse libéro-ligneuse constituée par un groupe de vaisseaux tachéens, d'où partent deux lames ligneuses qui vont en s'écartant tangentiellement, et par du liber qui tapisse les lames sur les deux faces. Il peut grâce à ce *divergeant* avec CORNAILLES en 1902 [7] expliquer la structure la plus compliquée des Fougères.

En 1883 dans sa « *Teoria generale della Fillotassia* », DELPINO [85] pense que « *la tige provient de la fusion congelée d'un nombre indéterminé de feuilles* ». Le cylindre formé par la fusion des bases foliaires est pour DELPINO un pseudo-axe auquel il donne le nom de *Phyllome*. Dix ans après, DE VRIES [203] adoptera la théorie de DELPINO dont il voit une confirmation dans « *le dédoublement des Phyllo-podes* ».

LIGNIER en 1888 [133] et 1889 [134], sans nier l'individualité de la tige comme région anatomique, admet que son système libéro-ligneux primaire est uniquement formé par des traces descendues des feuilles. Il n'est donc pas sans rappeler HANSTEIN et même GAUDICHAUD, mais avec plus de réserves encore. Pourtant, en 1892, DANGEARD [70] propose de reprendre intégralement la théorie du phyton et va même jusqu'à admettre que la racine n'est qu'une tige modifiée. GRELOT en 1898 [114-115] admet un développement basipète d'origine foliaire, de même que GIDON en 1900 [107] qui, dans les Nyctaginacées, observe que les faisceaux libéro-ligneux vont de haut en bas, des feuilles à la base de la tige, s'accolant aux formations secondaires de celles-ci. D'autre part « *sans vouloir restaurer GAUDICHAUD*, écrit BONNIER à la même époque, *la tige peut être considérée comme formée par l'ensemble des bases des feuilles* » [13].

La constitution du végétal, pour CELAKOWSKY [40] qui en 1901 publie sa théorie de l'article, est encore complexe, la plante étant considérée comme composée par la réunion d'articles successifs constitués d'une feuille et d'une portion de tige correspondant à cette feuille. Le début du vingtième siècle est encore marqué par l'élaboration d'une théorie nouvelle due à POTONIE [165] pour qui, en 1903, la plante n'est pas non plus une entité absolue. L'auteur allemand distingue,

en effet, dans la tige, dont il admet la même origine que pour la feuille, deux parties : l'*Urcaulome* ou tige primitive et le *Péricalome* périphérique, revêtement constitué plus tard par la coalescence des bases foliaires. D'après lui, tige et feuille proviennent l'une et l'autre des rameaux dichotomes d'un thalle primitif. Son *Péricalome* lui permet d'associer à sa théorie HOFMEISTER [122] dont il rappelle les recherches sur le revêtement par les bases des feuilles dans un certain nombre de plantes. HALLIER [118] adopte les idées de POTONIÉ, mais avec quelques réserves, considérant les Hépathiques comme point de départ du développement du système rameux dichotome, tandis que TANSLEY en 1907 [178] réservera cette place à une algue archégoniée.

FLOT, après avoir prouvé en 1900 [96] l'origine commune des tissus dans la feuille et la tige des Phanérogames, admet en 1903 [97] et 1905 [98] l'origine foliaire de la tige dont la structure « *est déterminée au début de la croissance par la structure et les rapports que présentent les jeunes bases foliaires* ».

Par contre, pour BRUNTZ en 1903 [17], la tige n'est pas due à la coalescence des feuilles et les trois membres de la plante ont la même valeur anatomique, avec cette différence toutefois que les feuilles et la racine proviennent de la tige. De son côté, LIGNIER en 1903 [137] et 1904 [136] publie sa théorie du *Mériphte* qui offre quelque analogie avec celle de POTONIÉ. Les rameaux de la plante ancestrale sont pour lui des « *Cauloïdes* » et la « *tige est un axe cauloïde propre à développement originellement sympodial et qui a simplement accru grâce aux apports que lui fournissaient les mériphtes (groupements de cauloïdes appendicularisés) successifs* ». Le mériphte constitue le système libéro-ligneux de la feuille. En outre les rachis ou pétioles, pétiolules ou nervures sont entre eux comme les pétioles sont aux tiges. « *Les cauloïdes se mirent en rapport les uns aux autres, en état de subordination progressive de la base au sommet, du centre à la périphérie* ». Certains devenant prédominants et axiaux constituent le tronc et les rameaux (tiges), alors que les parties subordonnées prennent l'aspect d'appendices symétriques, chacun par rapport à un plan unique. LIGNIER admet de ce fait la complexité infinie du végétal dans tous ses membres. En 1904 COL [65-66], poursuivant les idées de LIGNIER, s'ap-

plique à prouver dans son travail que « *les formations libéro-
« ligneuses de la tige et une partie de celles de la racine prin-
« cipale doivent être considérées comme constituées par les
« faisceaux qui descendent des appendices foliacés de la tige* », leur différenciation étant basipète et leur volume décroissant de haut en bas. Dans le même temps SCHOUTE [174] exalte la théorie de la stèle qui jouit d'une grande faveur depuis sa publication. De nombreux auteurs français, allemands, anglais et américains consacrent leurs recherches à son étude et à sa défense ; et en 1906 VAN TIEGHEM [195] reprend une fois de plus l'exposition complétée et modifiée de sa théorie que seul BREBNER en 1902 propose de rejeter [206].

GRAVIS et Mlle CONSTANTINESCO en 1907 [111] constatent que les faisceaux d'une trace foliaire ne se placent jamais entre les faisceaux d'une autre trace foliaire, de sorte que la tige est constituée en secteurs bien distincts. Enfin en 1908 BOWER [18] donne une nouvelle interprétation de la constitution du végétal. Son *Strobile* est la première ébauche de la tige à laquelle il donne une origine directe et primordiale et une prépondérance complète ; cette tige se complètera plus tard par la formation de systèmes foliaires. Il fait appel à la théorie de la stèle chez laquelle aussi l'axe est antérieur aux feuilles.

En 1909 LOTSY critique la théorie de DELPINO [142] : il s'attache à prouver que les éléments constitutifs du méristème terminal de la tige sont au début non pas des sphères, comme l'exige la théorie de la Filotassia, mais des polyèdres. De 1908 à 1911 LIGNIER consacre trois nouvelles notes à la défense de sa théorie [138-139-140].

3. Les théories de Chauveaud.

Mais les remarquables travaux de CHAUVEAUD, dont un très important mémoire paraît en 1911, viennent nous apporter des idées nouvelles sur l'ontogénie et l'évolution de l'appareil conducteur chez les plantes vasculaires. Parmi les nombreuses notes déjà publiées avant 1910 par cet auteur on trouve en effet en 1906 : « *la racine et les feuilles ont une structure
« propre à laquelle se trouve subordonnée la structure de la
« tige* » [44]. D'autre part CHAUVEAUD en 1901 [43] expose comment il a été amené à prendre comme point de départ la

structure de l'appareil conducteur dans une racine, en suivant les diverses phases de son développement ; il constate en 1910 « *que c'est la disparition des premiers vaisseaux ou vaisseaux alternes qui cause la différence de structure retenue jusqu'ici comme un caractère distinctif essentiel entre tige et racine* » [45]. Enfin en 1911 après un remarquable exposé historique CHAUVEAUD publie ses nombreuses observations et en tire des conclusions qui éclairent d'un jour nouveau l'étude de l'anatomie végétale. L'appareil conducteur présente, dans sa marche évolutive, des phases successives caractérisées chacune par une disposition spéciale des vaisseaux et des tubes criblés. « *Les dispositions alternes de la racine et superposée de la tige sont différentes, non point parce qu'elles appartiennent à deux membres différents, mais parce qu'elles ne correspondent pas à la même phase de l'évolution* » [46, p. 433]. D'autre part, bien que ce soit la racine qui conserve le plus longtemps la structure ancestrale, l'auteur n'admet pas pour cela qu'elle soit le membre le plus primitif. L'évolution vasculaire se produit dans toutes les parties du végétal *sur place*, en y offrant une marche très inégale, car il y a *accélération basifuge*, c'est-à-dire que l'on aperçoit de moins en moins les traces des dispositions ancestrales à mesure que l'on s'éloigne de la base du végétal [46]. C'est pourquoi, conclut CHAUVEAUD, en prenant la disposition superposée comme point de départ de l'évolution vasculaire, on attribue à cette évolution une marche absolument contraire à celle qui est réalisée dans l'ontogénie ; et c'est sur ce fait qu'il base en 1912 ses critiques des théories caulinaires, les hypothèses des phytonistes étant contredites par les faits ontogéniques [47].

En 1914 l'auteur de la théorie de l'accélération basifuge présente une première note sur la constitution et l'évolution morphologique du corps chez les plantes vasculaires. Il y décrit le végétal composé d'unités primitives auxquelles il donne le nom de *Phyllorhizes*. Ces unités représentent « *des plantules en miniature* » dans lesquelles on reconnaît aisément deux parties distinctes : l'une dirigée en haut, offrant la forme et la coloration d'une feuille, la *phylle* ; l'autre dirigée en bas ayant la forme et la coloration d'une racine, la *rhize* [49]. CHAUVEAUD spécifie en 1921, dans son important ouvrage sur « la Constitution des Plantes vasculaires révélée par leur ontogénie »

que dans certains cas cette unité « *peut se suffire à elle-même, et se montre souvent séparée du prothalle qui lui a fourni sa première alimentation* » [51, p. 51], comme il l'observe à propos de *Ceratopteris thalictroides* ; mais généralement d'autres phyllorhizes successives se forment sur la première, à laquelle elles sont fixées par une partie basilaire que l'on désigne sous le nom de tige et que CHAUVEAUD préfère appeler *caule*, et, dit l'auteur, « *durant les premiers stades du développement de la plante, la distance qui sépare, dans le temps et dans l'espace, deux phyllorhizes successives décroît, tant qu'elles croissent, d'où résulte la fusion progressive des caules et la formation progressive d'un ensemble, représentant la tige qui paraît acquérir une individualité de plus en plus complète* » [51, p. 59]. D'autre part une partie de phyllorhize peut avorter plus ou moins complètement. C'est ainsi que, chez les Dicotylédones, pour toutes les phyllorhizes qui se produisent après les deux premières, la portion rhizaire ou radiculaire ne se montre pas.

Quant à l'appareil conducteur de cette unité, il se trouve composé de systèmes élémentaires successifs constitués d'une *partie phyllaire* et d'une *partie rhizaire* pour chaque unité et d'un *faisceau intercaulaire* qui met en relation les éléments conducteurs de phyllorhizes voisines. Le *faisceau phyllaire* peut être décomposé en deux parties : une *partie foliaire* ou appendiculaire (le nom de feuille étant réservé à la portion terminale ou libre de la phylle) [51, p. 116] et une *partie caulaire* ou faisceau caulaire (p. 122) situé dans la portion basilaire ou fusionnée de la phylle. Il peut d'autre part exister un *plexus caulaire* « qui relie entre eux les différents cordons vasculaires » d'une même phyllorhize [51, p. 98] ; et CHAUVEAUD conclura que « *les végétaux à racine sont formés de plantules élémentaires ou phyllorhizes et leur constitution présente l'unité de plan morphologique ainsi que l'unité de plan structural* » [51, p. 155]. Le membre qui porte le nom de tige n'est pas autre chose qu'un complexe résultant de la coalescence des parties intermédiaires des phyllorhizes : les caules, comme le répétera CHAUVEAUD en 1924 [55]. DAUPHINE en 1922 [73], dans une mise au point des travaux de CHAUVEAUD son maître, précisera qu'une *plante vasculaire est une somme de phyllorhizes, et son appareil conducteur*

un ensemble de convergents, véritables unités de ce système cribro-vasculaire qui subissent dans la tige des Phanérogames une accélération basifuge.

Les collaborateurs de CHAUVEAUD, dans de nombreuses recherches, devaient confirmer avec éclat les travaux de leur maître. Après de nombreuses observations DAUPHINE fait paraître ses travaux sur la production expérimentale de l'accélération dans l'évolution de l'appareil conducteur [72-74] et sur l'étude de cette accélération dans les racines traumatisées [75-76]. Ces observations sont poursuivies de 1933 à 1937 par son élève Mlle FOURCROY qui constate que l'accélération, transmise aux radicules par des traumatismes mécaniques, chimiques ou biologiques s'atténue à mesure que l'on s'éloigne du point traumatisé et que cette atténuation est d'autant plus rapide que les éléments sur lesquels elle porte échappent normalement à l'accélération basifuge [99]. D'autre part, en ce qui concerne l'expérimentation dans la théorie de la phyllorhize, DAUPHINE en 1924 [77] réussit, par une fente longitudinale sur une germination de Dicotylédone, à séparer expérimentalement deux demi embryons dont chacun possède toutes les particularités d'une phyllorhize et présente la possibilité de se développer ultérieurement. Le même auteur en 1925 [78], en lésant la gemmule de graines mûres de lupin blanc de façon à supprimer une partie des ébauches foliaires épicotylées, constate qu' *« à l'absence de ces feuilles correspond dans la racine l'absence de groupes vasculaires plus ou moins importants »* et en déduit que l'apparition de feuilles nouvelles est accompagnée de la différenciation d'éléments conducteurs dans la racine. Il obtient en 1926 [79] la croissance de radicules séparées de l'embryon et y observe que : *1° les vaisseaux d'origine primaire, dont la grande partie constitue les phases primitives de l'évolution vasculaire, peuvent se différencier dans une racine séparée de l'embryon des parties feuillées de la plante ; 2° la différenciation des vaisseaux secondaires est sous la dépendance de ces parties feuillées.* Enfin en 1930 DAUPHINE [80] constate que les racines développées isolément ne présentent aucune variation de l'évolution de l'appareil conducteur, qui est un caractère acquis et profondément fixé par l'hérédité.

Avec la théorie de CHAUVEAUD nous arrivons à la notion la plus parfaite sur la constitution des plantes vasculaires, et

DAUPHINE pourra écrire en 1933 [81] que le « *végétal est une colonie de plantules possédant leur individualité, colonie d'unités élémentaires étroitement unies par leur origine commune, puisque chacune d'elles se forme aux dépens d'un massif initial qui est lui-même la continuation des cloisonnements de l'œuf primordial* ».

4. Les recherches et travaux récents.

En dehors des observations faites dans le cadre des idées de CHAUVEAUD (et dont nous n'avons cité que le minimum), d'autres auteurs ont encore donné leur opinion sur la structure des plantes.

TOURY en 1913 [181] remarque qu'une dissymétrie régulière de la tige est en général corrélative d'une dissymétrie de même genre dans la feuille. En 1922 BUGNON [23] montre comment la théorie de LIGNIER reste en accord avec la découverte des espèces fossiles du genre *Rhynia* et *Hornea* dont l'appareil végétatif, ne présentant ni racine ni feuille, paraît représenter le stade le plus primitif d'évolution des plantes vasculaires. Le même auteur se fait encore le défenseur de LIGNIER en 1923 [29] en soutenant, contre VUILLEMIN, que toutes les feuilles des plantes à graines sont des types issus du type mériphytaire. Mais VUILLEMIN proteste en 1924 [197] et admet que certaines feuilles végétatives des Angiospermes sont, dès leur formation, homologues des phylloïdes de LIGNIER, et il les étudie dans son *Phyllome*, réservant le nom de *Frondome* au mériphyte de LIGNIER.

Vers la même époque DE CORDEMOY publie un intéressant travail sur les Casuarinacées, où il dit notamment : « *les entrenœuds se composent essentiellement : en leur centre, de l'axe résultant de la cohérence des bases des phyllichnies* » (feuilles décurrentes et concrescentes des Casuarinacées) « *dont les parties concrescentes appartiennent à l'entre-nœud immédiatement supérieur, et à leur périphérie, des phyllichnies concrescentes dont les bases cohérentes forment l'axe central de l'entre-nœud immédiatement inférieur* » [67, p. 34]. Nous aurons l'occasion de voir que de nombreux auteurs ont fait la même constatation à propos de l'anatomie des Cucurbitacées.

Pour BOUYGUES en 1928 [16] « *aucun fait ne nous autorise à faire de la feuille une dépendance de la tige ou inversement* ». BOWER en 1930 [19] et dans d'autres publications postérieures reprend et développe sa théorie du strobile, et son « *primitive spindle* » ou fuseau primitif est défendu par VLADESCO en 1931 [199] qui sans l'opposer à la phyllorhize le trouve en rapport avec la forme d'un des premiers stades de l'embryon. Dans ses nombreux et récents travaux, BERTRAND (P.) adopte à son tour les idées de POTONIÉ, LIGNIER, HALLIER et BOWER [11] ; il décrit une structure primitive à laquelle il donne encore le nom de *structure rhyniale* [10] qui représente « *l'axe le plus simple que l'on puisse imaginer avec un système vasculaire composé par un faisceau primitif constitué par un cordon de protoxylème entouré de métaxylème centrifuge* » [8]. Le corps dans un végétal vasculaire peut, dit BERTRAND [9], se représenter comme composé tout entier d'axes simples ou cauloïdes offrant tous la même structure et ramifiés par dichotomie ; mais il ajoute que ceci est une conception théorique, car, dès l'origine, un complexe d'axes aura une harmonie correspondant à des besoins physiologiques. THOMAS [180] rappelle également la théorie du strobile de BOWER. Pour CHODAT [60] « *la feuille elle-même n'est pas une entité fondamentale et primitive, mais un organe simplifié ayant conservé, des complications de son passé historique, les dents marginales, vestiges des anciennes branches d'un organe jadis ramifié* ». Enfin CHOUARD, à propos des pousses végétatives de Monocotylédones, dira que *les notions de tige et de feuille n'ont aucune distinction certaine et générale quant à l'origine de ces organes* » [61-62, p. 83].

Cet aperçu historique sur la nature des différentes parties du végétal et les théories ontogéniques qu'a inspirées la structure de la plante n'a nullement la prétention d'être complet. De nombreux auteurs ont, en effet, touché de très près à la question ; leurs travaux, qui n'ont pu être cités ici, mentionnent presque toujours l'interdépendance des divers membres de la plante, et pour la plupart, la nature de l'axe ne peut être imaginée comme une entité. C'est bien là l'idée directrice qui a inspiré des théories aussi variées que fécondes, car la nature complexe de la tige a été à la base des observations

des botanistes qui se sont succédés depuis LA HIRE jusqu'à nos jours ; mais on a pu constater également que certains auteurs, comme LIGNIER, BUGNON, VUILLEMIN, CHODAT ont fait de la feuille elle-même un complexe (du moins pour certaines catégories de ces appendices) et que d'autres chercheurs, dont BOWER, semblent arriver à la même conclusion [20]. Nous aurons enfin vu aussi dans cet exposé que certains autres observateurs tels que WOLF, MIRBEL, MOHL, VAN TIEGHEM et les partisans de la théorie stélisque, BERTRAND C. E., BRAUN, BRUNTZ et BOUYGUES, ont décrit ce même végétal comme une entité, avec des membres différents, qu'ils se sont efforcés de définir morphologiquement ou anatomiquement.

Il nous paraît toutefois indispensable de classer ces recherches suivant un ordre logique, et nous le ferons avec l'aide de CHAUVEAUD, dont nous examinerons également les critiques et objections faites à ses théories et leurs réponses.

II. Discussion critique des théories ontogéniques d'après Chauveaud.

Dans son ouvrage sur la constitution des plantes vasculaires paru en 1921, CHAUVEAUD a fort bien classé et analysé les diverses hypothèses ontogéniques. Il y a distingué des *théories caulinaires, foliaires ou phytonnaires* suivant qu'elles attribuaient, à la tige, à la feuille ou au phyton une importance principale.

A. Les théories caulinaires.

Nous pourrions ranger dans ce groupe les recherches et conclusions de WOLFF, MIRBEL, MOHL, BRAUN et les travaux plus complets de VAN TIEGHEM et des partisans de la théorie stélisque, la *théorie du Faisceau* de BERTRAND C. E., puis la *théorie du Strobile* de BOWER, et plus récemment sa théorie du « *Primitive spindle* » et les recherches de BERTRAND P.

Ces travaux attribuent à la tige une origine directe, primordiale, et une individualité complète. En dehors des critiques propres à la théorie de la stèle, à qui CHAUVEAUD reproche la trop grande valeur donnée par VAN TIEGHEM à l'endoderme de la tige, l'auteur de la théorie de la phyllorhize constate que l'axe, « *loin d'avoir une origine primitive et une valeur prépondérante, se montre subordonné à la feuille d'une manière indiscutable* » [51, p. 28].

B. Les théories foliaires.

Les travaux de DELPINO, CELAKOWSKY, POTONIÉ, LIGNIER, les observations de DE WRIES, HALLIER, HANSTEIN, COL, GRELOT, GIDON, FLOT, etc., peuvent être groupés dans les théories foliaires. « *Elles attribuent, dit CHAUVEAUD, à la feuille une prépondérance plus ou moins complète, établissant la continuité entre la feuille et la tige, tandis qu'elles supposent un ajustement ultérieur de la racine* » [ibid., p. 28]. Expliquant diversement la formation de la tige, « *elles paraissent s'accorder pour attribuer à la racine une origine plus récente* » (p. 33). Afin d'expliquer le mécanisme de cet ajustement elles imaginent un certain nombre de procédés pour réaliser le *raccord* ou le *contact* mettant en communication le système vasculaire de la tige avec celui de la racine. Ce fait est incompatible avec l'accélération basifuge, qui explique par l'évolution vasculaire la différence de structure entre la tige et la racine. Cette dernière est loin d'avoir une origine récente, puisqu'elle présente la disposition ancestrale ; mais CHAUVEAUD n'admet pas davantage qu'elle soit le membre le plus primitif, car « *l'évolution vasculaire se produit dans toutes les parties du végétal sur place, mais en y offrant une marche très inégale suivant que l'on considère la tige ou la racine* » (p. 152).

C. Les théories phytonnaires.

Elles comprennent, avec la théorie du *Phyton* de GAUDICHAUD et la théorie de la *rotation* de BONNIER, les travaux de LA HIRE, GOETHE, DUPETIT, THOUARS, AGARDH, SCHULTZ et HANSTEIN. Les phytonnistes attribuent à la tige et à la ra-

cine une origine commune, résultant de la fusion de parties élémentaires appelées phytons, suivant le terme adopté par GAUDICHAUD. CHAUVEAUD leur reproche de faire dériver de la feuille la tige et la racine, et d'admettre ainsi que la structure de la feuille est plus primitive que celle de la racine. Ces auteurs supposent un sens basipète à l'évolution de l'appareil conducteur et CHAUVEAUD a démontré le contraire dans sa théorie de l'accélération basifuge.

La théorie de CHAUVEAUD, par contre, a établi une unité possédant les trois membres, racine, tige et feuille : la phyllorhize, capable de vivre indépendamment.

Il n'y a plus subordination de l'un des trois membres aux deux autres ou à l'un d'eux, mais égalité dans l'origine, la différence de structure s'expliquant par une évolution sur place, avec des activités différentes dans les portions rhizaires et phyllaires.

De nombreuses critiques ont cependant été faites aux travaux de CHAUVEAUD, à propos de l'accélération basifuge et de la phyllorhize. Ces deux théories sont si étroitement liées, lorsqu'on veut prouver la continuité du végétal, que nous ne pouvons négliger de mentionner, non seulement les critiques ayant trait à la phyllorhize, mais celles touchant à l'évolution de l'appareil conducteur, par lesquelles nous débiterons.

D. Critiques et défense de l'accélération basifuge.

Elles sont de deux ordres :

A) Certains auteurs, partisans avec BUGNON de la théorie du *raccord* de GRAVIS [112], veulent expliquer le caractère transitoire des premiers vaisseaux se développant dans l'hypocotyle, à la base des cotylédons, par un « *accroissement intercalaire longitudinal intense* » [26]. BUGNON toujours [27] prétend que l'accélération basifuge n'est nullement nécessaire pour expliquer le sens basipète de la différenciation dans l'hypocotyle de la mercuriale, la théorie du *raccord* l'expliquant tout aussi bien ; et de nombreuses notes du même auteur paraissent encore dans le même but de 1927 à 1934 [22, 32, 33, 34].

Cet accroissement intercalaire, si intense qu'il soit, est cependant trop tardif, puisqu'il disloque les premiers vaisseaux seulement, pour donner une explication de la prétendue erreur de CHAUVEAUD. « *Comment, demande ce dernier, expliquer la présence de vaisseaux alternes dans les cotylédons, et comment ces vaisseaux alternes auraient-ils été menés par accroissement intercalaire de la racine aux cotylédons ?* » [52, p. 1487]. Plus tard, après la disparition de son Maître, DAUPHINE en 1933 spécifiera que « *l'accélération se présente actuellement à nous comme un fait biologique héréditaire, remment fixé, mais sur lequel il est prouvé que nous pouvons agir expérimentalement* » [82].

B) Tout récemment BERTRAND P. [12] appuie ses hypothèses sur les recherches de LENOIR en 1913 [128] et 1920 [129] et d'ELISEI en 1933 et 1937 [92, 93], qui montrent, dit BERTRAND (p. 520), « *que tous les éléments conducteurs considérés sont pratiquement continus de haut en bas. Ce sont donc les quelques éléments centripètes du niveau A, qui se déplaçant et s'enroulant autour de la première trachée, deviennent centrifuges en C* ». Il s'agit là d'une nouvelle défense de la *théorie de la rotation* de BONNIER qui conclut à la continuité parfaite des trois membres de la plante. On peut rapprocher de ces conclusions les recherches de Mlle GOLDSMITH qui signala en 1876 [109], la continuité des faisceaux conducteurs des cotylédons avec ceux de l'axe hypocotyle, et celles de FRIEDEL qui s'appuie sur ce fait pour se déclarer partisan de la *théorie du phytton* [100].

Il n'y a pas continuité, répond CHAUVEAUD en 1913 [48], et en 1920 il reproche à LENOIR *d'identifier le système vasculaire à une colonne vertébrale formée d'un seul os* qui va de la base de la tête à l'extrémité de la queue [50]. DAUPHINE se sert du même argument en 1936 pour répondre à ELISEI et expose que *si un vaisseau est physiologiquement un, anatomiquement il est loin de constituer une unité* [84]. Les éléments sont contigus et empilés de façon à donner les différentes figures des phases de l'évolution.

E. Critiques et défense de la phyllorhize.

Elles s'appuient sur trois sortes d'arguments :

A) Pour BUGNON [21] et GRAVIS [113] les historiens de la botanique classeront CHAUVEAUD parmi les continuateurs du Phytton ; et « *si la caule doit être considérée comme l'organe essentiel de la phyllorhize*, dit BUGNON, *elle ne peut plus être autre chose qu'un axe à point végétatif terminal, produisant latéralement des appendices foliaires* » [36]. Mais CHAUVEAUD spécifie en 1924 que dans sa *phyllorhize* il a distingué deux parties fondamentales, la *phylle* et la *rhize* ; la *phylle* comprenant la caule, la feuille et le bourgeon, la *rhize* constituant le prolongement de la *phylle* [56]. La caule, puisqu'elle constitue la partie basilaire de la *phylle*, ne peut pas avoir la valeur caulinaire que veut lui donner BUGNON.

B) D'autres auteurs ne veulent pas accepter la *phyllorhize* comme l'unité fondamentale de la « colonie végétale ». C'est ainsi que BUGNON, constatant en 1923 que dans le corps des Rhyniacées, il n'y a ni *phylle* ni *rhize*, en déduit que la caule aurait préexisté à la feuille et à la racine, de sorte que l'entité constitutive lui paraît en accord avec la notion du cauloïde de LIGNIER. Le même reproche est formulé par BOWER [20] qui expose sa théorie du Primitive spindle.

Dans une réponse à BOWER, qui d'ailleurs peut s'appliquer à BERTRAND P., CHAUVEAUD précise qu'il a donné comme point de départ à sa *phyllorhize*, le massif cellulaire issu des premiers cloisonnements de l'œuf. De plus la *phyllorhize* n'offre pas la même complexité dans les différentes plantes « la *rhize* » et la feuille peuvent n'être pas différenciées. *Dans tous les cas la phyllorhize est représentée, même chez les plantes les plus simples, au moins par sa caule* » [57]. Dans les plantes macrophylls la feuille se montre très développée, la partie basale de la *phylle*, la caule, étant réduite ; c'est le contraire dans les plantes microphylls où la feuille peut même ne pas être représentée. Le mot caule représente non pas la tige, mais l'un des éléments de cette tige dont la constitution complexe s'effectue par l'apport des caules successives. CHAUVEAUD refuse systématiquement que l'on puisse considérer la caule indépendamment de l'unité dont elle fait partie. Les phanérogames nous ont montré avec les dicotylédones

« la suppression de la rhize des phyllorhizes postérieures aux « deux phyllorhizes cotylédonnaires » [51, p. 143]. « L'avortement de la rhize », que nous observerons systématiquement dès que nous aurons dépassé le plan des cotylédons chez *Cucurbita pepo*, paraît se produire dans le corps des rhynia de même que l'avortement de la feuille, dont CHAUVEAUD rappelle qu'elle n'est que la partie appendiculaire de la phylle, tandis que la caule en constitue la partie basale [59].

C) Pour CHODAT [60], BOWER, BUGNON, LIGNIER et VUILLEMIN la feuille n'est pas une entité fondamentale, mais un organe simplifié, comme l'écrit CHODAT, ayant conservé des complications de son passé historique. Les dents marginales représentent des vestiges des anciennes branches d'un organe jadis ramifié. Par ailleurs BOWER spécifie que la feuille des formes primitives est très divisée, et lorsque elle est constituée par une lame entière cet aspect est attribué à la coalescence des ramifications.

CHAUVEAUD ne peut admettre une telle interprétation. Il s'appuie sur le fait qu'il n'a jamais observé dans la feuille des vestiges de complexité ancestrale, mais que toujours les bifurcations correspondent à une phase récente [58].

Enfin une dernière critique de BUGNON [35] mentionne les résultats contradictoires où est arrivé CHAUVEAUD quant aux rapports phyllogéniques entre Monocotylédones et Dicotylédones, en appliquant concurremment ses deux théories de la Phyllorhize et de l'accélération basifuge. Elle s'appuie, en effet, sur une note de CHAUVEAUD parue en 1923 où l'auteur précise que les Végétaux les plus évolués du point de vue de l'accélération basifuge seraient les Monocotylédones [54].

Mais DAUPHINE, qui spécifie en 1933 que du point de vue de la théorie de la phyllorhize les végétaux pluricotylés « nous « apparaissent comme le type le plus perfectionné », remarque également que *cette dualité d'agencement des phyllorhizes n'est qu'un phénomène secondaire par rapport à la généralité de la constitution de la plante* [81].

Nous n'avons cité ces critiques et leur défense que dans le but d'être complet dans la connaissance des travaux de CHAUVEAUD. Nous avons le devoir d'examiner les opinions des autres chercheurs et leurs hypothèses sur cette théorie, qui nous a paru assez séduisante pour servir de cadre à nos re-

cherches. Nos observations strictes et rigoureuses nous amèneront à la discuter et nous le ferons impartialement.

III. Objet du travail.

Le présent travail a essentiellement pour but l'étude de l'appareil conducteur vasculaire dans les diverses phyllorhizes successives dont l'agencement constitue la tige de *Cucurbita pepo*. Il comportera, à partir des phyllorhizes post-cotylédonaires, l'observation de ces unités dans un végétal de plus en plus âgé, depuis les formations primaires jusqu'aux formations secondaires les plus poussées : CHAUEAUD nous apprend [51, p. 44] que l'accélération est telle chez *Cucurbita* que « *non seulement il y a disparition de la formation cen-* »
« *tripète et apparition soudaine de la formation centrifuge,* »
« *mais aussi production hâtive de cloisonnements secondaires,* »
« *qui commencent à se montrer en même temps que la dif-* »
« *férenciation ligneuse* ».

Nous essayerons, à propos des vaisseaux secondaires si développés des Cucurbitacées, de déterminer leur origine dans le temps et dans l'espace, et leur valeur dans le cadre de la phyllorhize. Les notes de CHAUEAUD nous dispensent de l'étude de l'axe hypocotylé et dans celui-ci de la constatation de l'accélération basifuge. C'est pourquoi l'orientation originale de notre travail se dirigera dans l'axe du végétal jeune, adulte et vieux, sur la recherche de ces unités qui sur une germination sont si évidentes que l'on peut les séparer expérimentalement.

Nous étudierons dans une deuxième partie les feuilles elles-mêmes, sur des types d'âge et de taille croissants et, toujours à l'aide de leur tissu vasculaire, nous rechercherons si elles constituent une unité ou un complexe.

Ce mémoire, bien que comportant quelques observations morphologiques, reste spécifiquement consacré à l'étude du système vasculaire examiné transversalement ou longitudi-

nalement, suivant des procédés dont nous donnons plus loin le détail. On y trouvera les résultats de lésions expérimentales portant sur une feuille dans sa totalité ou sur une de ses parties et les perturbations anatomiques dans le système ligneux de la tige ou du pétiole consécutives à ces blessures.

Notre choix s'est porté sur un seul genre de la famille des Cucurbitacées, et nous allons essayer d'en donner la raison.

Nos recherches d'anatomie végétale, entreprises dans le but bien modeste de préparer le cours de notre Maître le Professeur GABRIEL, nous montrèrent, dès 1929, combien l'indivisualité des faisceaux ligneux, très nettement saisissable chez la plupart des organes jeunes, devenait diffuse à mesure qu'avec l'âge les formations secondaires ajoutaient radialement et tangentiellement de nouveaux faisceaux aux premiers faisceaux, pour donner finalement un anneau continu de bois secondaire. Cependant des végétaux, bien que riches en formations secondaires, paraissent grouper celles-ci autour des faisceaux primitifs ; et leur étude nous a semblé favorable pour l'observation de l'anatomie topographique et peut-être, de l'ontogénie de l'appareil vasculaire.

Parmi ceux-ci les Cucurbitacées dont les rameaux, jusqu'à leur base, conservent pendant très longtemps leurs faisceaux indépendants, nous parurent être un élément de choix. Cette même famille, présentant à travers un trop grand nombre d'espèces une différence trop grande dans la répartition des faisceaux normaux et dans les diverses anomalies de ceux-ci, nous avons dû par la suite limiter nos recherches au seul genre *Cucurbita pepo*.

Ce travail est le fruit de sept années de recherches bibliographiques et analytiques sur un nombre considérable d'échantillons obtenus en pleine terre dans des conditions normales de température et d'humidité, ou en serre chaude pour l'obtention d'individus à entre-nœuds allongés.

Le Plan adopté est le suivant :

Nous étudierons :

Première partie : *La Tige*.

- 1° Constitution de la jeune Tige épicotylée.
- 2° Constitution du Bourgeon terminal.
- 3° Constitution du Bourgeon axillaire.

- 4° Etude de la Tige adulte.
- 5° Les conséquences dans la Tige adulte de l'ablation de certaines Feuilles.
- 6° Etude des vieilles Tiges après floraison.

Deuxième partie : *La Feuille.*

- 1° Etude de la jeune Feuille.
 - 2° Etude de la Feuille adulte.
 - 3° Conséquences dans le Pétiole de lésions supprimant des sommets végétatifs dans une Feuille.
-

RECHERCHES PERSONNELLES.

A. Techniques employées.

Nous proposons, dans le présent travail, d'étudier le système conducteur vasculaire en entier et dans ses plus minimes détails dans toute l'étendue du végétal, nous avons successivement utilisé tous les moyens d'investigation connus jusqu'à ce jour. Puis, les modifiant suivant nos besoins d'observation et combinant les divers procédés entre eux, nous avons pu mettre au point quelques techniques originales qui nous ont été d'un grand secours.

**

1° En ce qui concerne les *parties délicates* de la plante, c'est-à-dire les fragments de tige jeunes et frêles, les bourgeons végétatifs et les jeunes feuilles, nous avons employé plus particulièrement deux méthodes, et le plus souvent une combinaison des deux.

Nous avons eu recours aux coupes en séries au microtome de MINOT après inclusion à la paraffine, mais l'échantillon avait été au préalable vidé de son contenu cellulaire par la liqueur de LABARRAQUE et coloré par une solution concentrée de vert d'iode. La première modification nous a paru nécessaire pour éviter le décollage des préparations collées à l'albumine de MAYER ou à la gélatine, que l'alcalinité de la javel suffit à dissoudre ; la seconde n'est qu'un moyen pour repérer le fragment dans le bloc de paraffine. Pour éviter la présence de bulles gazeuses produites en grand nombre au cours des manipulations, nous nous sommes servi de la pompe à vide ; et qu'il nous soit permis à ce sujet de signaler l'aide efficace que nous a apportée l'étuve à paraffine sous le vide de Monsieur le Professeur GABRIEL [102]. Celle-ci est constituée par deux tubes de verre formant un manchon dans lequel circule de l'eau à 80°, tandis que la pression est maintenue à 2 ou 3 centimètres de mercure.

Pour observer « *in situ* » les éléments vasculaires, nous

avons songé à étudier la marche de ceux-ci à travers des organes rendus tout à fait transparents au moyen d'une méthode que nous avons décrite en collaboration avec notre Maître le Professeur GABRIEL [101]. Le détail en est le suivant : le contenu cellulaire, dont l'étude fait l'objet de la cytologie, étant inutile dans l'examen anatomique qu'il entrave d'autre part par son opacité, nous le détruisons par macération de l'organe dans une solution de titre variable d'hypochlorite, ou mieux de soude caustique à 45°. La préparation lavée avec soin est surcolorée dans une solution de vert d'iode à 4/1000, puis après nouveau lavage passée rapidement aux alcools de faible titre. Une différenciation sommaire s'effectue ainsi, qui est complétée par passage aux alcools à 95° et 100°, après lesquels les éléments lignifiés demeurent seuls colorés. Nous avons préféré la différenciation lente au procédé de PESEZ [162] qui consiste à décolorer par l'acide chlorhydrique et traiter ensuite par l'ammoniaque pour laisser spécifiquement colorés en vert le xylème et les tissus scléreux.

La préparation complètement déshydratée est alors passée au toluène où elle devient complètement transparente, les éléments ligneux s'y montrant comme de fins filaments de verre verts. L'observation est alors faite soit directement à la loupe binoculaire dans le bain de toluène, soit après montage entre lame et lamelle dans le baume de Canada au microscope et même avec des objectifs à immersion à huile ; la lamelle pouvant dans ce cas être remplacée par une couche de collodion, ainsi que nous l'avons fait dans une étude sur le *Ceratopteris* [159] et comme l'a décrit notre camarade NATHAN [155].

2° Pour les parties du végétal moins délicates, comme les tiges adultes et les feuilles plus âgées, nous avons employé couramment le procédé des coupes en séries à la main, mettant celles-ci, sans les retourner, directement du rasoir dans de petits paniers constitués par un fin grillage de cuivre, qui, transportant les coupes dans les verres de montre pendant la double coloration, nous ont évité les possibilités d'inversion, de lésion et de perte de nos préparations.

Nous avons utilisé aussi le vieux procédé imaginé par DUTAILLY [91] pour l'étude anatomique des Cucurbitacées. Il consiste en l'obtention d'un squelette à l'aide du rouissage

et élimination des produits désagregés durant l'opération par dissection au moyen de pinces, aiguilles et fins ciseaux. Le squelette, débarrassé de sa gaine péricyclique, est alors lavé, blanchi par l'hypochlorite et propre à l'observation. Nous avons préféré, suivant un procédé imaginé par le Professeur GABRIEL [103], l'injecter au préalable par des colorants variés obtenus à l'aide de fines couleurs d'aquarelle en suspension dans le mélange ainsi composé :

Gélatine	5
Eau distillée	70
Glycérine	80
Acide phénique	1
Couleur	quantité suffisante

Les tubes renfermant les couleurs différentes sont disposés dans un bain de sable chauffé électriquement, tandis que l'aspiration est faite par l'extrémité opposée. L'opération est effectuée sur des squelettes en direction basifuge ou basipète, ce qui permet d'étudier avec soin les confluent des vaisseaux, sur des fragments de un à quatre entre-nœuds. Les pièces peuvent être conservées dans de l'eau légèrement formolée ou dans l'alcool.

Malgré sa valeur objective ce procédé a l'inconvénient de ne pas laisser intacts les vaisseaux annelés ou spiralés qui sont plus ou moins détruits par le *Bacillus amylobacter*, et la délicate opération de la dissection abime toujours les anastomoses fragiles que l'on trouve dans le nœud. C'est pourquoi nous avons employé aussi sur de gros fragments de tige le procédé par transparence, où il est de plus possible, après inclusion à la paraffine, de les débiter en coupes et de contrôler sur celles-ci les résultats de l'observation directe.

Nous avons enfin utilisé un dernier procédé d'étude du tissu ligneux par micro-injections intravasculaires. L'ascension du colorant est d'ordinaire obtenue par simple capillarité, et c'est ainsi qu'ont opéré de nombreux auteurs (HUBERT tout récemment [123]). Nous avons préféré opérer par aspiration du côté aval, nous servant au début de nos recherches de colorants contenus dans des tubes où plongeaient suivant les cas le côté amont de la tige et le ou les pétioles insérés aux nœuds du fragment, ou les nervures de la feuille si nous aspirions par le pétiole. Mais nous avons par la suite adopté une technique qui nous a donné les meilleurs résultats. Le

principe en est l'injection, au moyen d'une micropipette, d'une solution colorée dans la lumière d'un vaisseau. L'aspiration est faite du côté aval ou du côté amont tandis que sur l'autre extrémité, le colorant est introduit sous le contrôle de la loupe à l'intérieur du vaisseau. Suivant les cas nous avons employé un colorant par vaisseau ou par groupe de vaisseaux, utilisant ainsi violet de gentiane, bleu de méthylène, vert d'iode, jaune d'aniline, chrysoidine, vésuvine, safranine et fuschine, colorants plus ou moins sélectifs de la lignine. Nous avons pratiqué des coupes en séries montées directement dans la gélatine glycinée, et reconstitué le trajet des vaisseaux dont le repérage devient grâce aux couleurs d'une réelle facilité. Une telle technique évite les pertes de temps car elle permet l'utilisation d'un matériel frais ou même conservé dans l'alcool [161].

B. Justification de la nomenclature employée.

Dans la suite de ce travail nous aurons d'une manière constante à parler des éléments du système ligneux ; il importe, afin d'éviter toute méprise, d'établir sur des bases d'observation directe l'objet précis auquel correspondent les différents termes que nous aurons à employer.

1° *Dans le méristème primaire*, lorsqu'on examine par transparence ou sur des coupes assez épaisses et parallèles au grand axe une jeune germination ou un bourgeon terminal, on aperçoit un méristème dont certaines cellules se divisent par des cloisons perpendiculaires à l'axe de l'organe, donnant une file de cellules empilées les unes sur les autres, formant des sortes de colonnes. Certaines d'entre elles se divisent moins activement, semble-t-il, que les cellules voisines, et nous avons pu les voir s'étirer et s'allonger parallèlement à l'axe. Ce sont ces cellules qui constitueront le système conducteur vasculaire. En effet, en un certain point plus ou moins éloigné du sommet végétatif, ces cellules forment, par épaississement et lignification de leur membrane selon une ligne spirale, un vaisseau à spirale dense et serrée. Ces éléments peuvent être

placés bout à bout, communiquant l'un avec l'autre par une large perforation ; ils constituent alors un *vaisseau* ouvert de VAN TIEGHEM [192], ou une *trachée*, selon le terme adopté par MALPIGHI [144].

2° *Différenciation ligneuse*. — Au moment où la colonne de cellules commence à se lignifier, on constate que le vaisseau est formé d'éléments plus ou moins longs, terminés à leurs deux extrémités en pointe plus ou moins allongée, s'abouchant par chaque bout avec un élément de même forme. Chacun de ces éléments est considéré par nous comme correspondant à une cellule mère. Entre les deux extrémités en forme de pointe se montre une série d'éléments secondairement formés par division de cette cellule mère. On remarque que ces éléments sont d'autant plus courts que la spire lignifiée est plus serrée. Il nous est arrivé de voir des vaisseaux chez lesquels, alors que les éléments correspondant aux deux pointes terminales présentaient des ornements spiraux fortement différenciés, les autres éléments possédaient encore une membrane entièrement cellulosique. Sur certains points d'entre eux la spirale, non colorée par les produits sélectifs de la lignine, se dessinait néanmoins par la plus grande épaisseur de la paroi à son niveau, et sur un petit nombre de ces éléments une coloration d'un vert très pâle indiquait un premier début de différenciation ligneuse de la membrane. Cette observation paraît en accord avec les recherches de DAUPHINE [83] qui a prouvé que les épaississements se forment par augmentation de volume de la lame moyenne, ou apposition de couches cellulosiques sur la face interne de la membrane, la lignification s'opérant postérieurement.

On constate qu'il existe des points de lignification plus intense, et l'observation nous a montré qu'ils correspondent aux zones de moindre accroissement : aux nœuds. Ceci explique que les éléments, nés de la division d'une même cellule mère de trachée, peuvent se montrer cellulosiques dans le cours de l'entrenœud, tandis que les éléments situés à l'une des extrémités ou même aux deux, peuvent se montrer lignifiés, car nous les voyons situés dans une zone nodale.

3° *Etirement*. — Une fois constituée leur spirale ligneuse (qui est assez dense) les vaisseaux peuvent, sollicités par l'accroissement longitudinal intense de l'organe, s'étirer dans le

sens de leur longueur. La distance entre deux spires s'allonge ou l'intervalle qui sépare deux anneaux lignifiés s'accroît si le vaisseau est annelé par suite de la rupture du filament spirale. Selon que les vaisseaux se montreront à spires ou à anneaux serrés ou à spires et à anneaux lâches, nous conclurons à la faible ou à la grande intensité de l'accroissement de l'organe, après la lignification.

Si, longtemps après la différenciation ligneuse, l'accroissement en longueur continue, les anneaux ou les spires se trouveront si distants ou si étirés que leur rôle de soutien ne pourra plus être rempli. La trachée sera écrasée ou déchirée au point de n'être plus constatable sur les coupes, et de se présenter longitudinalement sous forme d'un vaisseau fragmenté difficile à suivre, car une lacune témoigne parfois de son trajet.

BONNIER et FRIEDEL ont d'ailleurs très bien vu que le vaisseau spiralé a une structure histologique en rapport avec le mode de croissance de l'organe où il se trouve [14]. Ainsi, lorsque il nous a été donné d'observer un vaisseau isolé très jeune dans un organe en voie de formation, nous avons pu constater que ce vaisseau était formé d'éléments à spires alternativement très serrées et très lâches. L'examen microscopique nous a montré que les éléments à spires très serrées étaient situés au niveau des nœuds qui alternaient avec les entrenœuds où le filament spirale était très lâche.

4° Ces observations nous ont amené à définir *le vaisseau* du point de vue anatomique.

Nous n'avons pu considérer comme des éléments de raccord les vaisseaux courts et à spires serrées qui s'anastomosaient bout à bout, pointe contre pointe, avec des éléments vasculaires longs et à spires lâches, mais nous n'avons pu d'autre part admettre la continuité vasculaire au sens de LENOIR [128-129]. « Si un vaisseau pris dans toute sa longueur, dit en effet « DAUPHINÉ [84, p. 286], peut être considéré comme constituant une unité fonctionnelle de l'appareil conducteur, *il est loin de constituer une unité anatomique* ». Car il résulte de la modification de cellules placées bout à bout, pouvant d'ailleurs ne pas appartenir à la même file d'éléments méristématiques. Et le vaisseau n'est en définitive qu'une *série d'éléments se faisant suite, qui par leur origine et leur situa-*

tion « *appartiennent au même titre que les éléments du con-jonctif voisin à l'organe et au niveau où on les observe* » [*ibid.*, p. 287].

5° Lorsque nous rencontrerons des éléments spiralés courts ou des groupes de ceux-ci s'appuyant par leurs extrémités à deux vaisseaux plus ou moins éloignés, appartenant à des faisceaux voisins, nous leur donnerons le nom de *trachéides*, suivant le terme introduit par SANIO [170]. Nous en trouverons ainsi un grand nombre au niveau des nœuds où elles semblent devoir établir une relation physiologique entre des trachées des divers faisceaux, ainsi que l'a observé LEMESLE [127] qui par ailleurs en décrit d'autres indépendantes de tout élément conducteur. Elles se trouvent particulièrement nombreuses dans les feuilles ou dans les membres aplatis du végétal où, comme l'a observé BERTRAND (P.) chez les Cryptogames vasculaires, les faisceaux primitifs sont réunis latéralement par de « *grosses trachéides de conjonction* » [8-9]. Leur forme est essentiellement variable, et l'une des plus typiques est peut-être celle que notre ami NATHAN a décrite sous le nom de cellule trigone ou cellule en chausson [155].

6° Lorsque plusieurs vaisseaux se trouvent côte à côte réunis en *faisceau*, nous considérerons ceux de ces vaisseaux, soit annelés soit à spires lâches et éléments longs, comme formés à une période de fort accroissement longitudinal de l'organe, ou même antérieurement, tandis que les trachées à éléments courts et nombreux auront été formées postérieurement, ou dans une période où l'allongement se sera ralenti.

Nous aurons ainsi un moyen de déterminer l'âge relatif des éléments du faisceau, en mesurant et comparant dans les cas litigieux le nombre de spires ou d'anneaux pour une même longueur prise comme unité. Mais ces mesures n'auront une valeur comparative rigoureuse que si elles sont pratiquées au même niveau de l'organe, car dans un même entrenœud l'étiement n'est pas homogène, le maximum d'intensité étant approximativement situé dans la zone médiane. C'est cette notion primordiale qui nous dirigera par la suite dans l'étude longitudinale in situ des éléments conducteurs vasculaires.

La première trachée formée à qui Russow réservait le nom de *protoxylème* [168-169], dont BUGNON réclame l'emploi dans son acception primitive [30], sera désignée dans ce travail

sous le terme de *protoxylème centrifuge* (pour la tige et la feuille). Pour CHAUVEAUD le terme de protoxylème est réservé au premier vaisseau différencié dans la racine, car le protoxylème de la tige ne représente pas une différenciation aussi primitive que le précédent, et pour cette raison CHAUVEAUD demande l'abandon du terme de pôle trachéal [53]. C'est pourquoi nous spécifierons « protoxylème centrifuge », bien que ce mot n'ait pas une propriété rigoureuse, car nous n'avons pas voulu adopter une terminologie nouvelle.

Quant au terme de *Métaxylème*, qui primitivement était réservé par VAN TIEGHEM [193] au « second bois primaire de la racine », on le trouve couramment employé dans le même sens pour la tige. Mais on peut se demander s'il y a un réel intérêt à conserver ce terme ; sa limite avec le protoxylème semble, en effet, difficile à établir, et il ne paraît pas de ce fait correspondre à une réalité constatable. Nous parlerons donc de *vaisseaux primaires récents* ou postérieurement formés par rapport au protoxylème centrifuge. Ils sont d'ailleurs réduits à peu de chose chez les Cucurbitacées et difficiles aussi à distinguer des *vaisseaux secondaires* rapidement produits par la précoce activité d'un cambium.

Les termes de protoxylème centrifuge, vaisseaux primaires et secondaires n'ont de valeur absolue qu'à un même niveau ou tout au plus dans un même entre-nœud. L'examen longitudinal nous montre en effet, d'une manière constante que le protoxylème centrifuge d'un entre-nœud supérieur devient successivement vaisseau primaire récent et vaisseau secondaire dans les entre-nœuds inférieurs. Et CHAUVEAUD a nettement vu que les trachées primaires spiralées ou annelées font suite à d'autres vaisseaux secondaires, car c'est encore pour cette raison qu'il refusait à cette première trachée le terme de pôle trachéal.

PREMIÈRE PARTIE.

Etude de la tige.

Généralités.

Bien que débutant dans notre travail par l'étude de la jeune tige, nous ne pouvons omettre de décrire rapidement la morphologie de ce corps de la plante et de donner quelques indications sur le nombre, la disposition et la terminologie des faisceaux.

La tige de *Cucurbita pepo* est formée, dit BEILLE (L.) [4, p. 1614], d'entre-nœuds plus ou moins allongés, alternant avec des nœuds sur lesquels s'insèrent les feuilles. A l'aisselle de celles-ci se trouve un complexe composé d'une fleur centrale, mâle ou femelle, d'un rameau végétatif ramifié, et d'une vrille extérieure ramifiée. La position de la vrille par rapport à la feuille est variable, tantôt à droite, tantôt à gauche, comme l'ont depuis longtemps remarqué les auteurs. GRAVIS [110, p. 60] signale en effet, dès 1899, que le sens de l'enroulement chez *Cucurbita pepo* est essentiellement variable, et que, sur 127 échantillons examinés, 62 individus avaient la vrille à droite de la feuille, 65 à gauche. Nos observations sont approximativement les mêmes, soit environ 50 p. 100 pour chaque sens d'enroulement ; mais de plus nous avons eu maintes fois l'occasion de constater que, dans un même pied, ce sens peut être inversé. Ainsi sur l'axe, qui sur toute sa longueur conserve la même position de sa vrille, les rameaux axillaires peuvent avoir dès leur point de départ une inversion dans le sens d'enroulement.

La phyllotaxie n'a une signification précise et constante que sur la longueur d'un même rameau. Cette constatation pré-

sente une importance primordiale pour nous, car c'est sur la disposition de la vrille qu'est basée la nomenclature des faisceaux.

1. Les faisceaux.

Les faisceaux libéro-ligneux des Cucurbitacées sont bicollatéraux, suivant le terme introduit par DE BARY [3], c'est-à-dire qu'ils possèdent un phloème externe et un phloème interne ou liber pérимédullaire. Leur structure intime sera plus spécialement étudiée dans le chapitre réservé à la tige adulte.

En ce qui concerne leur nombre et leur disposition, LESTIBOUDOIS en 1840 [130] fut le premier à signaler, dans le système conducteur des Cucurbitacées, l'existence de 10 faisceaux, dont 5 disposés en un cercle externe et 5 alternant avec les premiers en un cycle interne.

Les 5 faisceaux externes, dit VAN TIEGHEM en 1882, occupent les angles de la tige et alternent avec les 5 autres qui se trouvent situés dans le fond des gouttières [187].

PETERSEN [163], LOTAR [141] et YASUDA [204] indiquent la même disposition chez un certain nombre d'espèces, tandis que FISCHER [94] constate que dans certaines espèces de Cucurbitacées le nombre des faisceaux varie dans les divers entrenœuds. Pour ZIMMERMANN [205, p. 18] le nombre des faisceaux peut être considéré comme constant pour la même espèce, à la condition toutefois de ne considérer dans chaque entrenœud que la région médiane suffisamment éloignée du nœud ; car au voisinage de celui-ci, deux faisceaux ne s'anastomosent souvent qu'après avoir cheminé quelque temps côte à côte.

Nos observations nous ont amené à conclure que, au moins chez les jeunes tiges (lorsqu'elles sont normales et suffisamment formées), ce nombre est de 10 disposés en deux cercles de 5 concentriques et alternant. La variabilité de ce chiffre peut être remarquée dans les tiges âgées où nous l'étudierons dans un chapitre spécial.

2. Nomenclature des faisceaux.

TERMINOLOGIE.

Dans la région nodale à la base du pétiole se trouvent trois faisceaux que l'on peut suivre dans l'entre-nœud inférieur :

ce sont les *faisceaux* dits *foliaires*. Leur position par rapport à la vrille permettra de les distinguer. Nous donnerons la

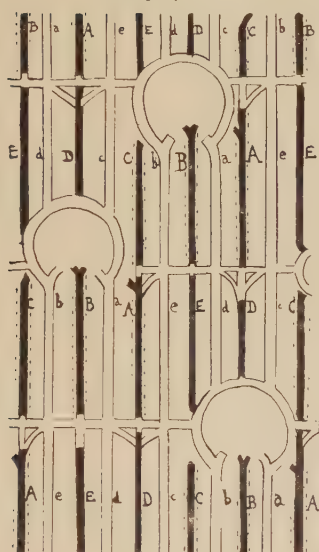
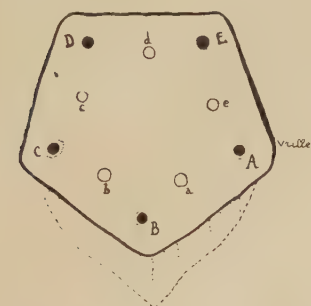


SCHÉMA GÉNÉRAL.

Topographie et nomenclature des faisceaux dans une tige à vrille dextre.

En noir, faisceaux à trajet externe.

En blanc, faisceaux à trajet interne.

En noir entouré de pointillés, faisceaux externes de la trace foliaire.

lettre *A* à celui de ces faisceaux qui est situé du côté de la vrille (proximal par rapport à la vrille), la lettre *B* au faisceau médian et la lettre *C* au faisceau distal (le plus éloigné de la vrille). Les deux autres faisceaux du cycle externe porteront les lettres *D* et *E*, le faisceau *D* étant voisin du faisceau *C*, le faisceau *E* proche du faisceau *A*.

Dans le cercle interne deux gros faisceaux sont en partie formés d'éléments en rapport avec des vaisseaux des organes latéraux ; le plus voisin de la vrille (situé entre les faisceaux *A* et *B*) sera le faisceau *a*, la lettre *b* désignera l'autre faisceau situé entre *B* et *C*.

Les trois autres faisceaux internes recevront les lettres *c* pour le faisceau situé entre *C* et *D*, *d* pour le faisceau opposé au faisceau *B* et *e* pour le faisceau situé entre les faisceaux *E* et *A*.

Il est facile de concevoir que la terminologie changera de sens si l'insertion de la vrille varie.

D'autre part, les noms des faisceaux étant réglés dans chaque entre-nœud par la position des organes latéraux dans leur insertion sur le nœud supérieur de la tige, on comprendra que chaque faisceau de l'entre-nœud aval porte une lettre différente de celui qui lui fait suite dans l'entre-nœud amont. La formule de l'enroulement est représentée par la préfoliation $2/5$ dans

lui qui lui fait suite dans l'entre-nœud amont. La formule de l'enroulement est représentée par la préfoliation $2/5$ dans

la tige de *Cucurbita pepo*, c'est-à-dire que la feuille suivante est insérée de façon à faire un angle de 144° (équivalant à $2/5$ de tour) avec la feuille envisagée. Ainsi le faisceau *A* fera suite au faisceau *C* de l'entre-nœud supérieur et sera prolongé par le faisceau *D* de l'entre-nœud inférieur ; et le prolongement visuel de ce même faisceau *A* ne portera le même nom que dans le cinquième entre-nœud au dessus ou au dessous de celui qui a été pris comme point de départ, ainsi qu'on peut le vérifier sur notre schéma général.

Enfin dans le cas où nous observerons des faisceaux dédoublés nous donnerons aux parties séparées les noms de partie droite ou partie gauche et même partie médiane en supposant que l'observateur se place en face du faisceau, regardant l'axe de la tige.

3. Parcours et valeur des faisceaux.

Ce même schéma nous permet déjà dans une certaine mesure, de présumer de la valeur des faisceaux. Nous savons que si l'on tient compte de l'histogénèse les éléments du faisceau appartiennent en propre au niveau et à l'organe où on les observe. Il nous paraît donc plus exact de parler des rapports de contiguité, au sens anatomique, des faisceaux avec les éléments conducteurs des divers organes ou appendices, et c'est en ce sens que nous devons interpréter les observations et conclusions des chercheurs qui se sont occupés de « *l'origine des faisceaux* ». C'est ainsi que le terme de « *trace foliaire* » devra signifier pour nous : *faisceau faisant suite à un faisceau localisé dans la feuille*.

Dès 1840 LESTIBOUDOIS [130] attribua une « origine foliaire » aux faisceaux externes de la tige des Cucurbitacées et appela réparateurs les 5 faisceaux internes, entendant indiquer par ce terme que ces faisceaux n'appartiennent pas au système foliaire ; tandis que DE BARY en, 1877 [3] affirme que les 10 faisceaux constituent des traces foliaires. DUTAILLY [91] et VAN TIEGHEM [187] préférèrent au terme de réparateur celui de caulinaire pour les faisceaux du cycle interne.

LOTAR (*loc. cit.*) désignera en 1881 par *Angulaires* les faisceaux externes, et *Anastomotiques* les faisceaux internes, ces mots n'affirmant rien quant à l'origine des faisceaux. WEISS adoptera l'opinion de DE BARY [201] tandis que GRAVIS re-

vient à la nomenclature de LESTIBOUDOIS [110]. Enfin en 1926 MANTEUFELL [146] désigne par faisceaux *propres à la tige* ou médullaires les faisceaux internes et appelle *usuels* ceux du cercle externe.

Jusqu'à ce jour les auteurs qui ont eu à étudier les faisceaux libéro-ligneux des Cucurbitacées ont donc, lorsqu'ils ont pris parti, considéré comme « d'origine foliaire » les faisceaux externes et comme propres à la tige les faisceaux du cycle interne. Il semble en effet que notre schéma nous montre dès à présent que les faisceaux externes *font suite* à des éléments vasculaires situés dans la feuille, tandis qu'il ne nous donne aucune indication précise sur la valeur des faisceaux internes. Deux hypothèses peuvent seulement être envisagées : 1° ces faisceaux présenteraient leurs extrémités supérieures ne dépassant pas le point végétatif de la tige, comme les faisceaux « caulinaires » de NÆGELI (*loc. cit.* [157]) ; 2° ils auraient la valeur des traces foliaires (HANSTEIN) ou des « *faisceaux communs* » de NÆGELI, au même titre que les faisceaux externes. L'étude topographique seule pourra nous renseigner à ce sujet, et nous allons l'entreprendre dans la gemmule.

CHAPITRE PREMIER.

CONSTITUTION DE LA TIGE ÉPICOTYLÉE.

I. La Gemmule.

Notre but n'étant pas dans ce travail d'étudier la marche des vaisseaux dans le passage de la formation alterne de la racine à la disposition superposée de la tige, nous nous contenterons d'étudier morphologiquement l'hypocotyle et les cotylédons et d'y indiquer ensuite la topographie des faisceaux.

L'axe hypocotylé dont VAN TIEGHEM [191] faisait un membre spécial, a, d'après la théorie de la phyllorhize, une définition précise : dans les Dicotylédones il est formé par l'ensemble des caules des deux premières phylles différenciées simultanément. Nous savons en ce qui concerne *Cucurbita pepo* que l'accélération basifuge y est si intense, que la disposition alterne n'y est pas représentée, et que « les cloisonnements secondaires commencent à se montrer en même temps que la différenciation ligneuse », comme l'a décrit CHAUX [51, p. 44, note hors texte].

Nous n'y avons pas étudié la formation des vaisseaux, car ce sujet a fait l'objet de nombreuses recherches analytiques et expérimentales. Nous y avons constaté un étirement intense ce qui a rendu difficile l'observation « in situ » du protoxylème centrifuge durant le parcours des faisceaux, et en ce qui concerne les relations de ceux-ci avec les éléments conducteurs des cotylédons nous avons observé la continuité au sens physiologique (mais la contiguité au sens anatomique). Ces faits ont d'ailleurs été observés par FRIEDEL sur les segments foliaires de l'axe hypocotylé, mais cet auteur, se basant sur les conclusions de Mlle GOLDSMITH (*loc. cit.*), Mlle ROSEN HOA [167] et LUGARESI [143], concluait en faveur de la théorie du phyton et admettait la continuité anatomique du faisceau, théorie que nous avons eu l'occasion de critiquer.

Du point de vue morphologie externe l'axe n'est caractérisé

que par une protubérance basilaire à laquelle FLAHAULT [95] a donné le nom de talon, et le nombre des faisceaux qui le parcourent est de 6, d'après LOTAR et de nombreux auteurs.

Par ailleurs d'après nos observations sur les feuilles cotylédonnaires il nous a été impossible d'étudier avec précision la formation des vaisseaux, car au stade où la tige épicotylée commençait à apparaître le système conducteur y était représenté par des faisceaux complexes. Avant d'aborder l'étude topographique de ces derniers, il nous paraît utile de signaler que le cotylédon qui constitue une feuille gorgée de matières de réserve n'a pas absolument la structure anatomique de la feuille. On y trouve, en effet, deux plans dans son épaisseur : l'un dorsal, où sont situées les nervures saillantes de premier et de deuxième ordre ; l'autre ventral et supérieur où le système vasculaire est simplement constitué par un fin réseau de trachées et de trachéides. Ce réseau nettement détaché est en relation avec les éléments vasculaires situés dans les nervures qui du point de vue physiologique fonctionnent comme des tubes collecteurs.

Topographie des faisceaux dans la gemmule.

En ce qui concerne les relations des faisceaux de l'axe et des cotylédons, nous voyons que 5 faisceaux forment la région pétiole virtuelle des feuilles cotylédonnaires : un médian, deux latéraux et deux commissuraux (schéma 1 A).

Le médian se divise en deux branches qui sont continuées par deux faisceaux indépendants dans l'axe hypocotylé ; les deux faisceaux latéraux sont en rapport avec ces mêmes faisceaux. Les deux faisceaux commissuraux se divisent à leur base en deux tronçons, l'un d'eux a un trajet proche du faisceau latéral correspondant puis s'incurve vers le second tronçon pour reconstituer le faisceau. Ces faisceaux commissuraux à ce niveau s'accolent alors aux faisceaux commissuraux du cotylédon opposé, et les faisceaux de l'axe hypocotylé qui les continuent sont des *faisceaux mixtes*, puisque en relation par moitié avec des éléments situés dans deux cotylédons différents.

Dans l'axe hypocotylé on trouve en définitive 6 faisceaux dont deux mixtes. Si nous voulions adopter notre terminologie ces faisceaux mixtes représenteraient les faisceaux *A* et *C*

accolés des deux feuilles cotylédonnaires opposées et nées simultanément. Les 4 autres faisceaux groupés en deux paires représenteraient les faisceaux **B** des deux feuilles opposées et ces faisceaux **B** seraient dédoublés sur tout leur parcours. Dans une étude longitudinale par transparence de ces faisceaux mixtes, à partir du confluent auquel nous donnons le nom de *sinus*, les éléments conducteurs en rapport avec ceux de chaque cotylédon nous paraissent indépendants bien qu'étroitement soudés ; de sorte que ce faisceau, qui dans une coupe transversale présente une homogénéité apparente, est en définitive un complexe. Dans un examen plus minutieux en effet les divers vaisseaux qui le composent nous paraissent former deux groupes qui font suite chacun à des vaisseaux appartenant à des feuilles différentes. Dans ces deux premières phyllorhizes cotylédonnaires nous n'avons considéré ici que les faisceaux phyllaires.

Les deux premières phyllorhizes, apparemment si intimement soudées, sont donc essentiellement indépendantes et nous avons pu, par une fente longitudinale passant par le milieu des faisceaux mixtes, obtenir, suivant le procédé de DAUPHINE (*loc. cit.*), « deux demi embryons dont chacun possède les particularités d'une phyllorhize, et présente la possibilité de se développer ultérieurement ».

II. La tige épicotylée.

Il nous était indispensable de connaître la topographie des faisceaux de la gemmule pour les situer dans leurs rapports avec les éléments vasculaires des phyllorhizes postérieures que nous allons étudier. Ces nouvelles unités seront examinées, au fur et à mesure de leur apparition ; au triple point de vue morphologie, différenciation ligneuse et topographie du système conducteur vasculaire.

Chaque *phyllé* (1) sera tout d'abord étudiée indépendam-

(1) Il nous paraît indispensable de rappeler que, ne nous occupant que de l'étude de la partie aérienne de la plante de *Cucurbita pepo* et de son rapport avec la formation des phyllorhizes, mais laissant de côté l'étude si complète de la racine et de son évolution avec l'apparition des phyllorhizes, ce sont pratiquement les phylles ou parties supérieures des phyllorhizes que nous étudions ici. Dans ces phylles nous distinguons deux parties : la partie appendiculaire ou feuille et la partie basale soudée ou caule. Mais nous savons que la différenciation basipète des faisceaux phyllaires atteint tôt ou tard la racine commune en y différenciant des vaisseaux secondaires. (DAUPHINÉ, [79], p. 1485).

ment dans le temps depuis son ébauche jusqu'à sa formation complète ; puis cette même phylle sera décrite, avec la ter-

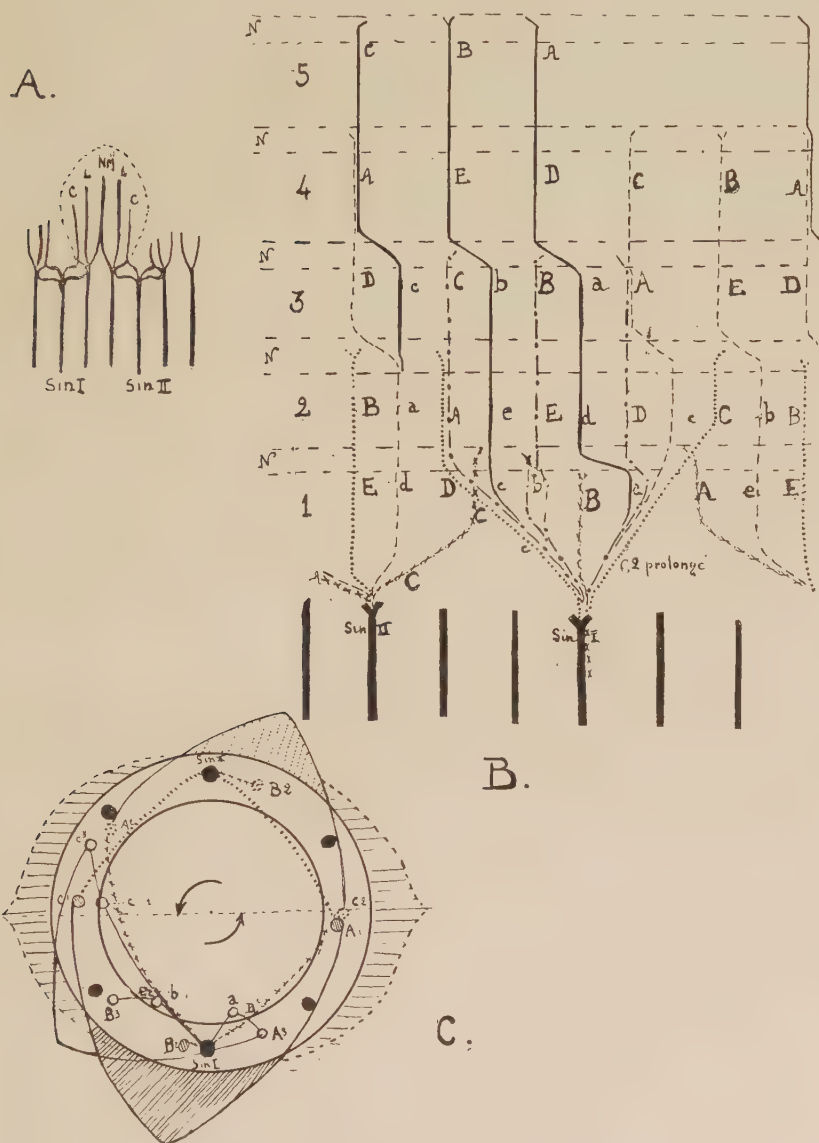


SCHÉMA 1.

- A. Relations des faisceaux de l'hypocotyle et des cotylédons.
 B. Topographie des systèmes vasculaires des phylles dans une tige épicotylée normale.
 C. Angles de divergence des premières feuilles sur l'hypocotyle.

minologie adoptée, au stade de différenciation qu'elle présente dans une tige présentant 5 feuilles ébauchées dont nous donnons le schéma topographique. (Schéma 1 B).

Nous avons pris pour matériel d'étude une série de germinations de *Cucurbita pepo* d'âge et de taille croissants que nous avons examinées telles que (après les avoir rendues transparentes et montées dans le baume du canada), ou après avoir fendu ces germinations selon la génératrice passant soit entre deux cotylédons, soit par le milieu du cotylédon avec lequel paraissait alterner la première feuille.

1° La première phylle épicotylée.

La première feuille du bourgeon se montre alterne avec les cotylédons ; en réalité elle ne correspond pas exactement au sinus de ceux-ci, sa nervure médiane fait avec la nervure médiane du cotylédon un angle de 81° et non de 90° .

C'est à la base de l'ébauche foliaire que paraît le premier début de différenciation ligneuse. Le pétiole, à ce stade, n'est pas encore formé ; puis dans la languette plus ou moins aplatie qui représente la feuille, nous distinguons bientôt trois points de lignification, et de cette zone nodale (nous verrons qu'elle représente le nœud basilaire de la feuille) la différenciation se propage avec des activités différentes en amont, et en aval vers la rhize (vers la racine commune puisque nous sommes chez une Dicotylédone). C'est donc dans la phylle qu'apparaît la lignification.

La première phylle épicotylée possède donc trois faisceaux phyllaires ; la « trace foliaire » des Cucurbitacées est en effet trifasciculée. Le faisceau phyllaire médian avec ses 2 portions foliaire et caulaire est continué inférieurement par un faisceau intercaulaire que l'on peut suivre le long du faisceau mixte I de l'axe hypocotylé. Les deux faisceaux phyllaires latéraux sont continués chacun par un faisceau qui se différencie le long du faisceau mixte II de l'axe hypocotylé. Les éléments de ces faisceaux peuvent être suivis de plus en plus bas au fur et à mesure que la phylle se développe. A un âge suffisant ils sont continués dans la racine par des faisceaux auxquels CHAUVEAUD a donné le nom de radiculaires. Mais dans le même temps ces faisceaux, primitivement constitués par un seul élément vasculaire, en possèdent maintenant plu-

sieurs, tandis que par ailleurs d'autres phylles postérieures ont déjà ébauché leur formation.

Le système vasculaire de la jeune tige est formé à ce stade par trois faisceaux à trajet externe, c'est-à-dire situés à la périphérie du cylindre central.

Si nous observons cette première phylle dans une germination présentant 5 feuilles (dont nous donnons un schéma général topographique), nous voyons, en appliquant la terminologie adoptée, que : le faisceau caulaire *B* continuant inférieurement le faisceau médian de la feuille aborde le sinus *I*, et le faisceau intercaulaire qui le poursuit le long du mixte *I* ne différencie pas ses éléments au delà du tiers supérieur de l'axe hypocotylé. Il en est de même pour les faisceaux intercaulaires continuant inférieurement les faisceaux *A* et *C* qui continuent eux-mêmes les faisceaux latéraux correspondants de la feuille. D'autre part les faisceaux de cette phylle sont constitués par 5 vaisseaux dont 1 annelé représente le « protoxylème centrifuge », 2 à spirale très lâche, puis 2 autres à spirale plus serrée figurent le xylème primaire et secondaire du faisceau. Alors qu'il est difficile de suivre la différenciation du protoxylème centrifuge qui semble se différencier le plus loin vers la base du végétal, l'observation du xylème récent, surtout des grosses trachées à spirale serrée, est relativement plus facile, comme on peut le voir sur la microphotographie du sinus *I*. (Microphotographie 1). L'étirement intense dont est le siège le sommet de l'axe hypocotylé augmente la distance qui sépare les anneaux ou les spires des vaisseaux. Ce phénomène, en dehors des difficultés qu'il cause à l'observation, constitue de plus un fait important dont il faut tenir compte dans l'interprétation. En effet cet étirement est postérieur à la lignification de la plupart des éléments vasculaires de la première phylle, de sorte qu'un vaisseau quelconque de cette plantule examiné de haut en bas présente une distance de plus en plus grande entre les anneaux ou les tours de spires. Or nous avons suffisamment la notion de la différenciation basipète du vaisseau par le fait que dans le temps on peut le poursuivre topographiquement de plus en plus bas et nous savons qu'un vaisseau primitivement a des épaisissements lignifiés très serrés. Si donc cet accroissement longitudinal n'existait pas ou n'existait que pendant la différenciation des vaisseaux d'un même entre-

nœud, le vaisseau aurait en haut des spires ou anneaux lâches devenant plus serrés vers la base. Nous constatons le contraire, et ce fait est assez significatif, car il nous interdit de comparer le facies d'un même vaisseau dans des entre-nœuds différents.

2° La deuxième phylle épicotylée.

La deuxième feuille n'est pas tout à fait opposée à la première, mais sa nervure médiane fait avec la nervure médiane de la feuille précédente un angle de 171° (schéma 1 C).

Des trois faisceaux phyllaires de cette nouvelle plantule le médian est prolongé durant tout le parcours des premières caules par un faisceau intercaulaire qui, après un trajet indépendant, continue sa différenciation le long du faisceau mixte II de l'axe hypocotylé à la base duquel un faisceau radiculaire lui fait suite plus tard.

Les deux faisceaux phyllaires latéraux sont continués par des faisceaux intercaulaires à trajets indépendants au niveau de la première caule épicotylée, puis différenciés le long du faisceau mixte I de l'axe hypocotylé à la base duquel, dans la racine commune, des éléments radiculaires les continuent.

Mais tandis que se poursuit l'édification de cette phylle d'autres ont déjà commencé la leur et c'est ainsi que, si nous observons la différenciation des faisceaux conducteurs de cette phylle dans la plantule à 5 feuilles de notre schéma, nous nous apercevons qu'elle va peu au-dessous du sinus. Nous y voyons en effet, en appliquant notre terminologie, que le faisceau caulaire A^2 continuant inférieurement le faisceau latéral correspondant de la feuille est continué à son tour par un faisceau intercaulaire qui porte au premier entre-nœud épicotylé la lettre D^1 lequel, après avoir parcouru un segment de 117° autour de la tige, aborde le sinus I, le long duquel sa différenciation s'arrête très tôt.

Le faisceau caulaire B^2 continue inférieurement le faisceau médian de la feuille ; il est prolongé le long de la première caule par le faisceau E^1 intercaulaire qui poursuit sa différenciation dans le sinus II.

Le faisceau caulaire C^2 continuant le faisceau latéral correspondant de la feuille est continué lui-même par un faisceau (C^2 *prolongé*) intercaulaire dont la différenciation atteint

à peine le sinus I sur notre schéma général. Le trajet de ce faisceau est assez inattendu si nous nous reportons au schéma général (Nomenclature des faisceaux) d'après lequel nous eussions dû nous attendre à voir ce C^2 continué inférieurement par des éléments différenciés le long du A^1 . Il s'agit ici d'une disposition spéciale au premier entre-nœud de la tige très jeune, car nous constaterons plus tard le caractère transitoire de ce C^2 *prolongé*.

Ces trois faisceaux de la deuxième phylle sont, dans le cas étudié, formés de trois éléments vasculaires.

A ce stade la tige comporte trois faisceaux externes au deuxième entre-nœud et six faisceaux au premier entre-nœud. Deux phylles épicotylées sont formées et nous pouvons constater que *à chaque phyllorhize correspond un système vasculaire élémentaire comprenant trois faisceaux phyllaires, trois faisceaux intercaulaires et trois faisceaux radiculaires*.

Nous avons pu voir également que les faisceaux intercaulaires n'avaient pas un parcours toujours indépendant, puisque leurs éléments peuvent être différenciés le long de faisceaux étrangers : les faisceaux mixtes de l'axe hypocotylé par exemple, et ceci nous amène à penser que le faisceau ne constitue pas toujours une entité.

Cette constatation nous incite à penser aussi, et nous le verrons constamment par la suite, que les phyllorhizes sont intimement soudées, non seulement du point de vue morphologie externe, mais aussi au point de vue structure interne chez ces Dicotylédones.

3° La troisième phylle épicotylée.

La nervure médiane de la troisième feuille fait avec celle de la seconde un angle de 144° (schéma 1 C).

Les trois faisceaux de cette troisième phylle sont continués par des faisceaux intercaulaires qui, après un parcours indépendant ou accolé, à d'autres faisceaux, abordent le sinus I et continuent la différenciation de leurs éléments jusque dans la racine en un faisceau radiculaire.

Si nous examinons le stade de différenciation de cette phylle dans notre schéma 1, nous voyons que de ces trois faisceaux composés chacun de deux vaisseaux, la portion caulaire du faisceau phyllaire B^3 qui prolonge le faisceau médian de la

feuille se poursuit inférieurement par un faisceau intercaulaire appelé successivement E^2 et b^1 . Ce dernier apparaît dédoublé sur notre schéma ; nous apprendrons par la suite qu'il s'agit probablement de l'ébauche du bourgeon axillaire né à l'aisselle de la première feuille. Ce b^1 après avoir abordé le D^1 cesse la différenciation de ses éléments au niveau du sinus I.

Le faisceau A^3 est continué inférieurement par le D^2 puis par le a^1 (dédoublé comme le b^1). D^2 et a^1 constituent un faisceau intercaulaire dont on suit la différenciation des éléments aux dépens des deux premières caules jusqu'au sinus I.

Le faisceau C^3 est poursuivi par un faisceau différencié sur un trajet parallèle au trajet de l' A^2 , continué par le c^1 ; c'est là un troisième faisceau intercaulaire de la 3^e phylle qui arrête sur notre schéma sa différenciation au niveau du sinus I.

A ce stade l'entre-nœud 3 est donc formé par 3 faisceaux, l'entre-nœud 2 par 5 faisceaux externes dont un seul, le A est mixte, l'entre-nœud 1 par 11 faisceaux formant deux groupes très inégaux ; l'un d'eux en rapport avec le sinus II n'est formé que de trois faisceaux en relation avec les première et deuxième phylles. Le groupe en rapport avec le sinus I comprend des faisceaux en relation avec les feuilles 1 et 2, et la totalité des faisceaux intercaulaires reliés avec les faisceaux phyllaires de la troisième phylle.

4° La quatrième phylle épicotylée.

La nervure médiane de la feuille 4 forme avec la nervure médiane de la feuille 3, un angle de 144° ; et dorénavant cet angle de divergence entre les feuilles successives demeurera constant le long de la tige ; il correspond à la profoliation $2/5$.

Les trois faisceaux phyllaires de cette phylle, prolongés par trois faisceaux intercaulaires à trajet indépendant ou associé le long des trois premières caules, poursuivent leur différenciation basipète par les sinus I et II. Avec l'âge et tandis que d'autres phylles postérieures commencent à se former ces faisceaux intercaulaires se différencient plus bas encore et les faisceaux radiculaires leur font suite.

Sur notre schéma le faisceau B^4 est poursuivi inférieure-

ment par un faisceau intercaulaire appelé successivement E^3 , b^2 et e^1 ; on le suit jusqu'au sinus II.

Le faisceau A^1 , continué par le faisceau intercaulaire portant durant son trajet les lettres D^3 , a^2 et d^1 , arrête sa différenciation peu avant le sinus II.

Le faisceau C^1 est continué par un faisceau intercaulaire qui différencie des éléments le long de A^3 , se poursuit par le c^2 et arrête sa lignification au tiers inférieur du a^1 . Les trois faisceaux conducteurs de cette quatrième phylle ne sont, sur cette tige, formés que d'un seul vaisseau.

A ce stade l'entre-nœud 4 possède 3 faisceaux, l'entre-nœud 3, 5 faisceaux externes, l'entre-nœud 2, 8 faisceaux dont trois internes (les a , b et c), l'entre-nœud 1, 13 faisceaux. On observe donc que le système conducteur de la tige augmente avec l'apparition des phylles successives.

5° La cinquième phylle épicotylée.

Ses trois faisceaux phyllaires sont poursuivis inférieurement par des faisceaux intercaulaires qui, après un trajet indépendant ou accolé à d'autres faisceaux des caules des phylles précédentes, différencient leurs éléments le long des faisceaux mixtes I et II et sont continués plus tard par des faisceaux radiculaires.

Sur notre schéma les faisceaux intercaulaires prolongeant les faisceaux phyllaires B^5 et A^5 se différencient inférieurement jusqu'au tiers supérieur du c^1 et du a^1 , tandis que la différenciation du faisceau intercaulaire qui continue le faisceau C^5 s'arrête à l'entre-nœud 2 au niveau supérieur du faisceau a^2 .

A ce stade le 5° entre-nœud possède 3 faisceaux, le 4° 5 faisceaux externes, le 3° 8 faisceaux dont 3 à trajet interne, le second 10 faisceaux disposés en deux cercles de 5 l'un interne, l'autre externe, le premier 13 faisceaux.

La différenciation des faisceaux vasculaires de cette 5° phylle n'atteint donc même pas les faisceaux mixtes de l'axe épicotylé. Mais nous savons que, si nous observons une germination plus âgée, cette différenciation se poursuivra, dans le sens basipète, jusque dans la racine comme pour toutes les phylles précédentes, car « *l'apparition de feuilles nouvelles est accompagnée de la différenciation de nouveaux éléments*

« conducteurs dans la tige et dans la racine ». « A chaque phyllorhize produite correspond une différenciation d'éléments conducteurs qui peut être suivie, depuis la base du faisceau phyllaire de cette phyllorhize, jusque dans la racine commune », dit CHAUVEAUD [51, p. 103]. Mais, d'autre part, nous ne devons point perdre de vue que, avant qu'une phyllorhize ait terminé sa formation, d'autres ont déjà commencé la leur.

Si nous examinons, en effet, le schéma topographique 1 de la tige épicotylée, établi d'après l'observation rigoureuse d'une germination comportant exactement 5 feuilles, nous pourrions voir qu'aucune des phylles épicotylées qui la constituent n'ont terminé leur formation et la différenciation basipète de leur système vasculaire.

Le système conducteur de la première phylle ne va pas au delà du tiers supérieur de l'axe hypocotylé ; celui de la seconde dépasse à peine les sinus, les faisceaux intercaulaires de la troisième touchent à peine le sinus I comme nous l'avons signalé. Les éléments conducteurs de la 4^e phylle paraissent arrêter leur différenciation à la base du premier entre-nœud tandis que ceux de la cinquième l'arrêtent plus haut encore.

On peut pourtant voir dans ce même schéma que, à partir de la feuille 5 (donc avec l'apparition de la 5^e phylle), la structure des deux premiers entre-nœuds est définitive. L'entre-nœud 1 a 13 faisceaux dont l'un est transitoire tandis que l'on compte les 10 faisceaux normaux de la tige des Cucurbitacées dans l'entre-nœud 2. Cette structure est très rapidement obtenue en ce sens que, dès que la première ébauche de la lignification paraît à la base de la feuille, elle se propage si rapidement vers le système vasculaire sous-jacent qu'il est très difficile d'obtenir des préparations chez lesquelles elle ne l'atteint pas encore.

Nous croyons pouvoir en déduire que ce processus de différenciation se fait en deux temps :

1° Dans un premier stade la lignification gagne avec une grande rapidité le système conducteur sous-jacent le long duquel un raccord physiologique est établi aussitôt par osmose, comme le permettent les anneaux et spirales lâches ainsi que l'a démontré BELZUNG [5]. Anatomiquement le vaisseau unique constituant un des faisceaux de cette nouvelle phyllorhize

cesse sa différenciation le long d'un vaisseau primaire récent du faisceau sous jacent.

2° La différenciation se poursuit vers la racine à un rythme plus lent, le protoxylème centrifuge de la dernière phyllorhize formée devenant du bois primaire superposé récent, puis du bois secondaire dans le faisceau devenu mixte d'une phyllorhize sous jacente.

En définitive le faisceau intercaulaire paraît devoir se mettre rapidement en relation avec un faisceau qui permettra la nutrition de la jeune phyllorhize. En un mot celle-ci ne peut rester vasculairement isolée.

STRUCTURE DÉFINITIVE DU PREMIER ENTRE-NŒUD AU-DESSUS DE L'AXE HYPOCOTYLÉ.

Alors que, dans la jeune tige étudiée, on compte 13 faisceaux dans cet entre-nœud, on n'en trouve normalement que 12 dans une tige formée, et nous croyons pouvoir en donner l'explication. En effet, le protoxylème centrifuge du C^2 est continué par le C^2 *prolongé* (faisceau intercaulaire qui poursuit sa différenciation le long du faisceau mixte I). Le trajet oblique de ce faisceau C^2 *prolongé* est essentiellement transitoire. Son unique élément vasculaire est sollicité par un étirement longitudinal et un accroissement en largeur de la tige tels que la résultante de ces deux forces a pour conséquence la rupture du vaisseau, dont le trajet se trouve remplacé par une lacune que la compression se chargera de réduire jusqu'à la faire disparaître complètement.

Le faisceau C^2 est très voisin de l' A^1 , un contact est établi, facilité par la compression, les éléments vasculaires plus récents de C^2 continuent alors leur différenciation en un faisceau intercaulaire le long de l' A^1 .

A ce stade les faisceaux sont alors répartis normalement, c'est-à-dire comme nous avons l'habitude de les voir sur une tige adulte, ni trop jeune ni trop âgée. Les faisceaux C^2 et B^2 de la deuxième phylle sont continués inférieurement par des faisceaux intercaulaires qui continuent à se différencier le long du faisceau mixte II, à la base duquel les faisceaux radiculaires leur font suite. L' A^2 est continué par un faisceau intercaulaire qui, après un trajet indépendant, continue sa

différenciation le long du faisceau mixte I à la base duquel un faisceau radicaire le continue.

D'autre part nous voyons sur ce même schéma que les trajets du A^2 et du C^1 sont assez voisins, une anastomose par trachéides s'établit assez tôt entre ces faisceaux le long de laquelle se différencieront plus tard des vaisseaux primaires et secondaires se continuant inférieurement en un faisceau intercaulaire le long du faisceau C^1 , tandis que d'autres éléments se différencient le long du D^1 , vers le faisceau mixte I à la base duquel un faisceau radicaire leur fait suite. De sorte que les éléments intercaulaires différenciés à la suite du faisceau phyllaire A^2 , avant de se regrouper au sommet du sinus I ont emprunté deux trajets de différenciation différents.

Anomalie fréquente.

Sur les nombreuses germinations observées, nous avons rencontré plusieurs fois, dans la proportion de 3 sur 10 à peu près, une disposition des phylles épicotylées différente de celle que nous venons de décrire.

Nous en donnons le schéma topographique (schéma 2) représentant jusqu'à la quatrième phylle épicotylée.

Le système vasculaire de la première phylle reste normal, c'est-à-dire que ses deux faisceaux phyllaires latéraux (A^1 et C^1) se continuent par des éléments intercaulaires différenciés le long du faisceau mixte II de l'hypocotyle, tandis que le faisceau intercaulaire poursuivant le faisceau médian (B^1) se différencie le long du mixte I.

Quant aux trois faisceaux phyllaires de la 2^e phylle épicotylée, les faisceaux intercaulaires qui les continuent inférieurement, à savoir les D^1 , E^1 et C^2 *prolongé*, ils abordent tous trois le sinus II le long duquel ils lignifient leurs éléments de plus en plus bas vers la racine.

Sur la disposition dite normale, les faisceaux intercaulaires latéraux abordaient le sinus I.

Des trois faisceaux de la troisième phylle les faisceaux intercaulaires continuant inférieurement les faisceaux B^3 et A^3 abordent le sinus I, tandis que le faisceau intercaulaire continuant le faisceau phyllaire C^3 aborde le sinus II.

Le système conducteur de la quatrième phylle a un trajet

identique à celui de la quatrième phylle normale et l'ordre redevient le même.

Il n'y a de différence en somme que dans les trajets des faisceaux intercaulaires des deuxième et troisième phylles.

L'examen de cette germination que nous qualifions d'anormale, parce que d'organisation beaucoup moins fréquente, nous montre que la répartition des faisceaux intercaulaires entre les deux faisceaux mixtes de l'axe hypocotylé ne se fait pas dans un ordre absolu, mais que cet ordre est rapidement rétabli au dessus de la troisième feuille.

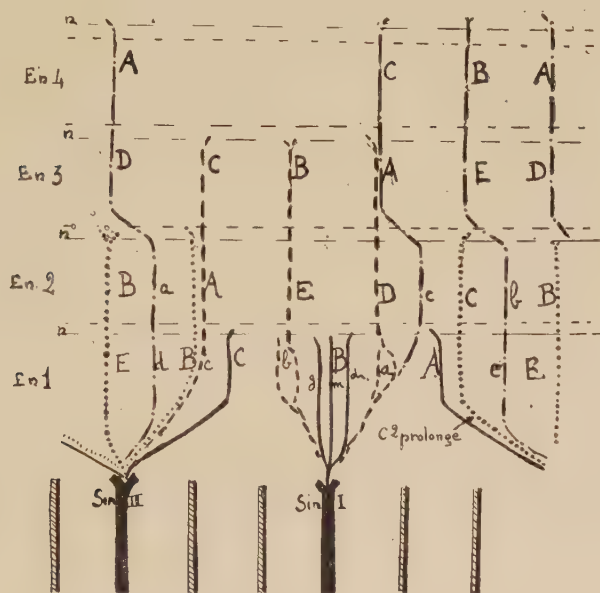


SCHÉMA 2.

Topographie des systèmes vasculaires des phylles dans une tige épicotylée normale.

On observe la division en trois branches du faisceau caulaire B¹.

La présence de ces germinations anormales paraît imputable à la torsion que fait déjà la première feuille insérée à l'aisselle des cotylédons avec un angle de 81° et non de 90°. En effet, dans les genres comme *Momordica* et *Actinostema*, on observe que les deux premières feuilles de la tige épicotylée sont insérées selon un diamètre perpendiculaire à celui des cotylédons et les faisceaux phyllaires de ces deux premières feuilles viennent alors se raccorder sans torsion dans le sinus

correspondant, à savoir dans le sinus I pour les trois faisceaux de la première phylle, dans le sinus II pour ceux de la seconde.

Anomalie propre à la première phylle.

Dans quelques germinations l'étude de la première phylle est parfois considérablement gênée par le fait que le faisceau phyllaire médian est détripilé. Primitivement formés d'une seule branche, la médiane, les éléments vasculaires formés postérieurement peuvent emprunter trois trajets différents. Le faisceau *B* a alors trois branches ; l'une gauche en rapport avec les éléments vasculaires situés dans la portion gauche de la feuille, la partie médiane en rapport avec des éléments de la nervure médiane de la feuille et une branche droite symétrique avec la branche gauche. Il n'y a de différence avec la structure normale que dans le fait que le faisceau phyllaire *B*, au lieu d'être divisé seulement dans sa partie foliaire (ou appendiculaire), l'est aussi dans sa portion caulaire. (Schéma 2).

Dans l'étude de ces germinations et l'édification de la tige épicotylée nous n'avons pas distingué les parties foliaires et caulaires des faisceaux phyllaires, car nous n'avons pas étudié encore la feuille et les divers stades de sa formation.

Interprétation synthétique des résultats d'observation.

1° AU POINT DE VUE MORPHOLOGIE EXTERNE.

Nous avons pu voir que ce sont les caules ou parties caulaires des nouvelles phylles qui, par leur coalescence, forment la tige épicotylée, grêle d'abord, puis de plus en plus importante. La tige est donc bien, comme l'a dit CHAUVEAUD [55], une formation plus ou moins complexe qui résulte de la coalescence des caules. Et il semble bien que nous puissions avoir le concept de la phylle avec ses deux parties : l'une appendiculaire, la feuille, et l'autre basillaire : la caule, que CHAUVEAUD n'a cessé de défendre en 1924 [56] et en 1931 [59]. Il n'y a eu, en effet, apparition de la tige et édification de celle-ci qu'avec l'apparition de nouvelles phylles.

D'autre part on a pu voir le passage de la préfoliation opposée à la préfoliation normale 2/5, qui est atteinte dès l'apparition de la 3^e feuille. Un schéma donne d'ailleurs la valeur des angles de divergence des premières feuilles sur l'axe hypocotylé. (Schéma 1 C).

Nous avons pu constater également que la formation répétée de phylles successives ou simultanées se poursuit à un rythme accéléré, de sorte que les premières phylles n'ont pas terminé leur formation alors que d'autres ont déjà commencé la leur. Avec la formation de nouvelles phylles postérieures à la cinquième on observe que le mamelon, « au lieu d'être situé à la face interne d'une seule feuille, comme au début du développement, se trouve maintenant placé à la face interne de plusieurs feuilles [51, p. 88] dont il est entouré complètement », ce qui a pour résultat la constitution d'un bourgeon terminal dont nous entreprendrons l'étude dans le chapitre suivant.

2° STRUCTURE INTERNE.

L'étude du système conducteur propre à chaque phylle nous a amené à constater la présence de 3 faisceaux phyllaires de *Cucurbita pepo*. Chaque phylle comprend en effet 3 faisceaux phyllaires avec leurs parties foliaires et leurs parties caulaires continués inférieurement par trois faisceaux intercaulaires et trois faisceaux radiculaires à trajet indépendant ou accolés à d'autres formations conductrices appartenant à des phylles antérieures.

Il n'y a eu apparition de systèmes vasculaires dans la tige qu'avec la formation de nouvelles phylles. Lorsque sur les cotylédons une seule feuille était différenciée, son système conducteur constituait à lui seul celui de la tige dont le premier entre-nœud a été dans le temps occupé par 3 faisceaux, puis 6, puis 9 et enfin 12 après la disparition du *C² prolongé*.

L'anatomie topographique range les faisceaux des Cucurbitacées en deux cercles de 5, l'un externe, l'autre interne, et nous avons appris que les auteurs qui, à l'exemple de DE BARY, s'appliquaient à décrire la « *cOURSE des faisceaux dans la tige* » ont cherché à définir « *l'origine de ces faisceaux externes et internes* » nous dirons plus logiquement leurs rapports avec les éléments qui leur font suite en amont ou en aval.

A. *Les faisceaux externes.* — Les faisceaux *A, B, C* du cercle externe représentent les parties caulaires des faisceaux phyllaires d'une phylle dont la partie appendiculaire (la feuille) est insérée au niveau immédiatement supérieur. Si la tige des Cucurbitacées n'avait qu'une seule feuille ils en représenteraient le système conducteur en entier. Les faisceaux *D* et *E* et une partie de *A* représentent les faisceaux intercaulaires différenciés dans la caule d'une phylle précédente à la suite des trois faisceaux phyllaires de la phylle supérieure.

B. *Les faisceaux internes.* — Nous savons que ces faisceaux ne se sont différenciés qu'avec l'apparition de nouvelles phylles, et ils ne peuvent donc pas de ce fait être considérés comme des *faisceaux caulinaires* de NÆGELI ou *propres à la tige*, suivant MANTEUFFL. Leur valeur dans le cadre de la phyllorhize est celle de faisceaux intercaulaires ou plus exactement de prolongements de faisceaux intercaulaires. Les faisceaux internes *a, b* et *c* font suite, en effet, aux faisceaux intercaulaires externes portant respectivement à l'entre-nœud supérieur les lettres *D, E* et *A* (partie intercaulaire). Ils appartiennent au système conducteur de la troisième phylle au dessus. Quant aux faisceaux internes *d* et *e* ils représentent les prolongements inférieurs des faisceaux *a* et *b*. Le faisceau interne *a*, à ce même niveau, en dehors du trajet intercaulaire indépendant qui prolonge le *D* supérieur, devient mixte puisqu'il reçoit d'autres éléments, qui continuent le *c*. Ces faisceaux appartiennent au système conducteur de la quatrième phylle supérieure.

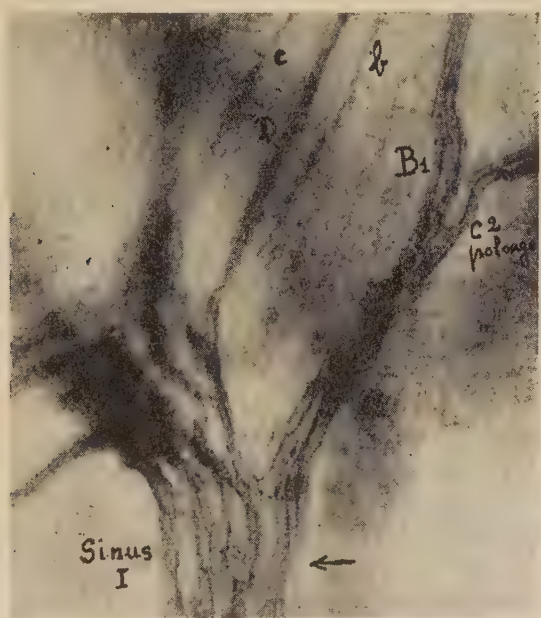
A partir de la formation de la cinquième phylle tous les faisceaux *b* et *c* sont à leur tour mixtes, comme il est encore possible de le voir sur notre schéma 1. Il faut enfin que le système vasculaire de la sixième phylle se soit différencié pour que, à leur tour, les faisceaux *d* et *e* deviennent des faisceaux mixtes.

S'il y avait condensation des phyllorhizes au point de vue morphologie externe, on voit aisément qu'il y a également condensation de leurs systèmes conducteurs, qui ne peuvent être disitngués que par une minutieuse étude de détail ; et celle-ci nous montre que, soit externes, soit internes ces faisceaux ne sont différenciés qu'avec la formation de phylles nouvelles, que la tige n'a aucun système conducteur propre

et que les « *faisceaux caulinaires* » de NOEGELI qui vont dans le point végétatif de la tige, sans pénétrer dans les feuilles « *n'existent pas* ».

La différenciation du système conducteur est basipète.

Nous avons constaté que le premier point de différenciation paraissait dans la phylle dans la région virtuelle du pétiole. Deux points latéraux paraissent bientôt et la lignification se dirige en amont, et en aval, vers la base du végétal de sorte que dans la tige la différenciation est basipète. Après un temps d'arrêt, une fois le contact établi avec le système conducteur sous jacent, la différenciation se poursuit vers la racine.



MICROPHOTOGRAPHIE 1. — Faisceau mixte 1 de l'hypocotyle ; la différenciation de la trachée constituant le faisceau C² prolongé s'arrête au sommet et le long de la face interne du Sinus I.

L'étude du schéma de la tige épicotylée nous montre les systèmes conducteurs des phylles de moins en moins différenciés vers la racine. La microphotographie I représente le faisceau mixte I de l'hypocotyle. On y voit la face interne du sinus I le long duquel se différencie très nettement les

éléments du faisceau intercaulaire qui fait suite au faisceau phyllaire B^1 de la première phylle. D'autre part le C^2 *prolongé* et le D qui constituent les faisceaux intercaulaires latéraux de la deuxième phylle se différencient également le long de ce faisceau mixte I.

De part et d'autre du D deux faisceaux constitués par un vaisseau unique représentent des faisceaux intercaulaires de la troisième phylle c et b , la différenciation de ceux-ci atteint à peine le niveau du sinus I.

Le faisceau intercaulaire continuant le B^1 peut se suivre assez bas tandis que celle du C^2 *prolongé* ne paraît pas aller au delà de la base du sinus. L'observation est rendue particulièrement délicate par suite de l'étirement de cette région de l'axe hypocotylé. Il est en effet impossible de retrouver le protoxylème centrifuge du faisceau mixte de l'hypocotyle, mais la microphotographie nous montre encore que le protoxylème centrifuge des faisceaux intercaulaires des phylles supérieures est accolé aux vaisseaux secondaires du faisceau mixte I. Le protoxylème est donc devenu du bois secondaire, et ceci nous paraît en accord avec les recherches de CHAUVÉAUD, et DAUPHINÉ, qui conclut de ses expériences que « *la différenciation secondaire dans la racine, est sous la dépendance des parties feuillées* » [79].

La portion radiculaire des phyllorhizes épicotylées ne se forme pas.

Dans toutes les phyllorhizes formées postérieurement aux deux phyllorhizes cotylédonnaires nous avons vu enfin que la portion radiculaire ne se forme pas, mais à chaque phyllorhize produite correspond une différenciation d'éléments conducteurs nouveaux dans la racine commune.

C'est pourquoi notre étude ne s'est pas occupé de l'évolution de l'appareil conducteur, puisqu'elle commençait aux phyllorhizes épicotylées.

CHAPITRE II.

LE BOURGEON TERMINAL.

Historique.

L'étude de ce bourgeon terminal nous a paru indispensable, non seulement dans le seul but de vérifier et compléter nos observations sur la formation de la tige épicotylée, et y dissocier et séparer les phylles de la même manière ; mais aussi et surtout parce que c'est le bourgeon terminal qui a été utilisé comme matériel d'étude pour les nombreuses recherches morphologiques, anatomiques, histologiques et embryogéniques qui amenèrent les auteurs à des conceptions diverses de la structure du végétal.

Le mamelon initial, qui termine l'extrémité apicale de la tige, a fait l'objet de nombreux travaux depuis HOFMEISTER CASPARY, SANIO, mais c'est HANSTEIN qui y décrivit en 1868 [120] trois initiales : le *dermatogène*, le *périblème* et le *plérome*. De nombreux chercheurs s'efforcent de les retrouver dans leurs observations sur différentes espèces végétales et certains d'entre eux discutent sur la valeur relative de ces trois assises en ce qui concerne la formation des tissus qu'on leur attribue. Un fait semble frappant dans l'historique de cette question, c'est que l'étude du point végétatif n'a d'autre but que de décrire la formation de la tige que l'on veut considérer comme une entité.

Pourtant MULLER [154] remarque les relations qui existent entre l'angle de divergence des feuilles et le mode de cloisonnement des cellules apicales de l'axe. C'est ainsi que pour un cycle foliaire 2/5 la production des segments successifs de la cellule est asymétrique.

Peu d'auteurs cependant s'occupent de l'origine des feuilles en rapport avec l'origine de la tige. En 1875 WARMING [200] fait dériver les feuilles des cellules corticales ; c'est aussi l'opinion de VAN TIEGHEM en 1891 [194] et de BELZUNG [5]. Plus tard VAN TIEGHEM et DOULIOT admettront 3 initiales pour la feuille [86]. En 1900 BONNIER qui s'occupe de l'origine de chaque partie du limbe montre qu'en dedans des assises externes de celui-ci, formées par l'épiderme et l'écorce, on voit une lame moyenne de méristème vasculaire donnant les faisceaux ligneux [13] ; vers la même époque FLOT [96] en arrive à la même conclusion ; tandis que BOUYGUES en 1902 [15] admet que certains faisceaux du pétiole se forment aux dépens d'un méristème d'origine corticale. Les recherches de FLOT en 1903 [97] et 1905 [98] l'amènent à conclure à la communauté d'origine et à la continuité des tissus de la feuille et de l'axe chez les Phanérogames, et que la tige a une origine primitive purement foliaire.

D'après CHAUEAUD on sait que dans la germination les phyllorhizes épicotylées qui se forment primitivement sont assez distantes les unes des autres et que leur différenciation peut atteindre, avant la naissance de la phyllorhize suivante, un degré assez avancé. Mais, au fur et à mesure que de nouvelles phyllorhizes se forment, elles sont de plus en plus rapprochées dans le temps, et l'intervalle qui les sépare est de plus en plus court. Il en résulte une condensation telle qu'il y a formation d'un bourgeon terminal, dans lequel le mame-lon initial se trouve placé sur la face interne de plusieurs feuilles qui le cachent complètement.

Ce chapitre sera divisé en deux parties :

- I. — *Exposé analytique de la morphologie et de la différenciation ligneuse chez les phylles des phyllorhizes les plus récentes.*
- II. — *Etude du système conducteur de la tige jeune et son rapport avec la formation des phylles.*

I. Exposé analytique de la morphologie et de la différenciation ligneuse chez les phylles les plus récentes.

Le matériel d'étude nous est fourni par le bourgeon terminal prélevé sur une germination de vingt feuilles environ ou à l'extrémité d'une tige adulte formée dans des conditions normales de température et d'humidité. La préparation rendue transparente est montée entre lame et lamelle dans le baume du Canada après coloration par le vert d'iode.

L'extrémité apicale de la tige est formée par un amas hémisphérique de cellules embryonnaires dont les deux assises les plus externes se distinguent par leur netteté aussi aisément que sur une coupe longitudinale. De part et d'autre de ce mamelon en avant et en arrière, grâce au mouvement vertical de l'objectif qui permet la séparation de plans superposés comme dans une série de coupes, les ébauches foliaires se présentent de profil ou par leur face externe ou interne que nous nous sommes efforcé de figurer sur le même dessin (fig. 1).

1. Différenciation morphologique des jeunes phylles.

A la gauche du mamelon initial se montre une protubérance α qui est l'ébauche foliaire la moins développée qu'il nous soit possible d'identifier. Lui paraissant opposée sur le dessin, mais faisant en réalité un angle de 144° , une autre ébauche plus ancienne porte la lettre β . Plus allongé, légèrement plus aplati mais ne figurant qu'un bourrelet, ce primordium foliaire ne présente aucune différenciation ligneuse comme la feuille α .

La feuille γ quoique plus allongée paraît située derrière le primordium foliaire de la feuille α , elle se détache en fait dans un plan supérieur et l'on n'y trouve aucune indication de différenciation vasculaire. Ces ébauches foliaires sont très en gainantes et, sur tout leur profil, nous avons vu se prolonger formant l'épiderme l'assise cellulaire la plus externe du sommet végétatif.

La feuille δ qui est la quatrième feuille que l'on puisse observer à l'état d'ébauche dans ce bourgeon se présente par

jeune feuille chez laquelle nous trouvions donc une ébauche de différenciation vasculaire. L'ensemble de ce point de lignification paraît composé d'un vaisseau, dont les éléments arrêtent leur différenciation de part et d'autre, autour duquel quelques éléments plus courts semblent former une gaine. Ce système vasculaire n'est pas relié au système sous jacent ; un examen plus minutieux montre aux deux extrémités du vaisseau le filament spirale de moins en moins lignifié, et le tube cellulosique qui paraît le prolonger surtout du côté gauche et vers la base est de moins en moins net.

Ce point ligneux est situé exactement à la base de l'ébauche foliaire δ dans la région qui deviendra plus tard le nœud basillaire de la feuille adulte, et plus spécialement dans la zone médiane de cette région. La position horizontale de l'ensemble, vaisseau et trachéides qui l'entourent, constitue une preuve déjà que l'ébauche vasculaire est située dans une région nodale au niveau de laquelle est insérée la feuille en question. Le dessin de cet ensemble n'est pas sans nous rappeler l'ébauche vasculaire de la deuxième phyllorhize de CHAUVEAUD lorsqu'il décrit la formation de la tige chez les *Cryptogames vasculaires* [44] et [46, fig. 39, p. 193].

La première ébauche vasculaire a donc son lieu de différenciation dans une zone nodale : nous dirons qu'il y a formation d'un « *système nodal* ».

3. Evolution de la différenciation vasculaire dans la partie phyllaire d'une phyllorhize plus âgée.

Dans le même bourgeon terminal la feuille ϵ présente un stade de différenciation vasculaire plus avancé.

Morphologiquement cette feuille qui se présente par sa face dorsale est caractérisée par une forme triangulaire où le lobe médian est nettement prononcé avec des lobules secondaires de part et d'autre, tandis que le lobe latéral droit (proximal par rapport à la vrille) est plus évolué que le lobe gauche. La feuille ϵ représente la partie appendiculaire de la phylle de la phyllorhize 1 sur notre schéma 3.

Du point de vue structure interne cette phylle est la première qui ait son système conducteur prolongé dans la tige par des éléments en rapport avec le système vasculaire sous jacent.

a. ETUDE DU FAISCEAU PHYLLAIRE MÉDIAN. — Elle comporte l'étude de la partie foliaire qui se trouve dans la feuille, puis de la partie caulaire qui se trouve dans la caule propre à cette phyllorhize.

Dans l'épaisseur de son parenchyme limité par un épiderme visible on voit dans le lobe médian apparaître un long vaisseau constitué par une suite d'éléments plus ou moins courts, anastomosés bout à bout ou en sifflet par leurs extrémités taillées en biseau. Ils présentent un épaississement très ténu dessinant une spirale dense franchement lignifiée. Ce vaisseau, dont l'extrémité apicale atteint presque le sommet de la feuille, se prolonge en aval sous forme d'un faisceau caulaire suivi d'un faisceau intercaulaire pendant une longueur de 4 entre-nœuds. Durant les deux entre-nœuds les plus inférieurs il est plus profondément situé dans la tige et son trajet devient interne, la différenciation de son unique élément en aval s'arrête au niveau supérieur du c^5 de notre schéma 3. Ce faisceau représente le faisceau médian de la phyllorhize 1, et il porte la lettre B^1 dans sa portion caulaire.

Un examen de détail nous montre que ce faisceau parcourant le lobe médian de la feuille présente des éléments alternativement longs et courts. Ces derniers sont situés dans une zone nodale encore virtuelle, mais qui sera plus tard le nœud basilaire du limbe (fig. 1). De part et d'autre les éléments plus allongés sont situés dans les régions internodales du limbe et du pétiole. A la base de celui-ci une autre région nodale est caractérisée par des éléments vasculaires courts entourés de trachéides comme d'une gaine. Nous savons par l'étude de la feuille δ que la première ébauche vasculaire s'est manifestée en ce point, la différenciation s'est donc poursuivie vers le haut en donnant le faisceau médian de la feuille et vers le bas en donnant le faisceau caulaire B^1 prolongé par un faisceau intercaulaire portant successivement les lettres E^2 , b^3 et e^4 dans le schéma 3.

b. ETUDE DU FAISCEAU LATÉRAL DROIT. — Dans le lobe droit de la feuille une zone de différenciation vasculaire caractérisée par un vaisseau à éléments courts entouré d'une gaine de trachéides représente l'ébauche nodale de la nervure latérale droite de la feuille ϵ . Cette ébauche est située dans la région basilaire du limbe. La lignification s'arrête de part

un système nodal situé à la base du limbe, puis par un système nodal situé à la base du pétiole, tandis que la partie caulaire est entièrement différenciée de même que le faisceau intercaulaire qui lui fait suite jusqu'au niveau du cinquième nœud.

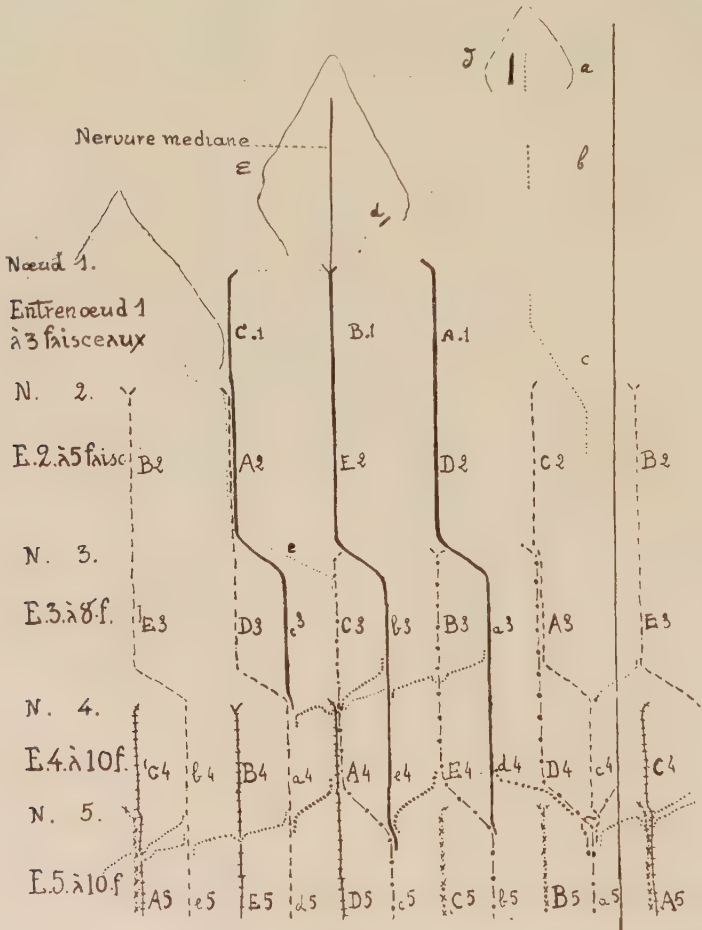


SCHÉMA 3.

Diagramme topographique des formations vasculaires des phylles dans le bourgeon terminal.

δ = Ordre d'apparition des feuilles.

En pointillé : premières différenciations nodales du faisceau médian de la feuille δ .

a) Faisceau de la nervure médiane.

b) Faisceau B futur.

c) Faisceau E futur.

En d ébauche nodale de la nervure latérale de la feuille ϵ .

En e trajet accidentel et transitoire (Fig. 3).

c. ETUDE DU FAISCEAU LATÉRAL GAUCHE. — Le lobe gauche de la feuille ϵ , déjà morphologiquement peu développé, ne présente pas de différenciation ligneuse dans l'épaisseur de son parenchyme. Au double point de vue morphologie et structure interne, il y a donc un retard dans la formation de cette partie de la feuille.

Le faisceau phyllaire latéral gauche n'est représenté à la base de sa partie appendiculaire que par le système nodal situé à la base du pétiole (fig. 2), tandis que en aval un vaisseau unique constitue le faisceau caulaire C^1 qui est continué inférieurement par un faisceau intercaulaire portant les lettres A^2 et c^3 . Ce faisceau ne parcourt en effet dans la tige que trois entre-nœuds, car il arrête sa différenciation au niveau du nœud 4 où il est en contact avec le système conducteur sous jacent (schéma 3).

La différenciation ligneuse dans les phylles de Cucurbita pepo.

La différenciation ligneuse s'est donc manifestée tout d'abord dans la zone nodale basilaire du pétiole du faisceau médian. La feuille δ nous a présenté ce système nodal isolé. Dans la suite la différenciation s'est poursuivie, en aval d'abord, puis en amont, mais ce sont les régions nodales qui, de proche en proche, se sont primitivement lignifiées.

L'examen du système vasculaire de la phylle à laquelle appartient la feuille δ nous montre vers le bas que la différenciation du faisceau médian est perceptible dans le sens basipète aux niveaux des nœuds 1 et 2, ce que l'on peut voir schématisé dans le schéma 3 du bourgeon terminal, en pointillé. Les régions internodales se différencient ensuite, et la liaison avec le système conducteur sous-jacent est alors assurée.

Dans la suite la différenciation se propage en amont dans la partie appendiculaire de la phylle, par formation d'un système nodal à la base du limbe, puis lignification des différentes zones internodales foliaires, c'est-à-dire du pétiole et du limbe.

Mais dans le même temps les faisceaux latéraux ont ébauché leur différenciation, par un processus identique, à savoir : naissance du système nodal de la base du pétiole, puis des systèmes nodaux des premier et deuxième nœuds en aval,

raccord de ces régions et formation d'un vaisseau à éléments contigus jusqu'au système sous-jacent. De la même manière la différenciation se fait ensuite dans la partie appendiculaire.

Mais nous savons qu'un des deux faisceaux latéraux est plus avancé que l'autre, c'est le faisceau latéral situé du côté de la vrille. Ainsi dans la feuille ϵ le faisceau latéral distal n'est différencié que dans sa partie caulaire et intercaulaire, tandis que le faisceau proximal possède en plus à ce stade un système nodal à la base du limbe.

L'étude de cette seule germination nous présente une grande partie des divers stades de la différenciation. La feuille δ nous montre le faisceau médian ébauché par un système nodal à la base du pétiole, puis deux autres systèmes au niveau des nœuds 1 et 2. La lignification moins intense de ces deux derniers systèmes montre que leur différenciation est assez récente par rapport au système nodal supérieur.

L'étude de la feuille ϵ et de la phylle 1 nous montre un faisceau latéral distal dont seules les parties caulaire et intercaulaire sont représentées, un faisceau médian normalement constitué et un faisceau latéral proximal dont la partie appendiculaire débute par une zone nodale à la base du limbe.

Dans d'autres bourgeons terminaux ou germinations, nous avons pu voir un faisceau latéral proximal avec sa partie caulaire seule, un faisceau médian où la différenciation de la partie appendiculaire était à peine indiquée dans les régions internodales, un faisceau latéral distal figuré par le système nodal de la base du pétiole dont la différenciation dans le sens basipète s'arrêtait au $1/3$ de la distance qui la séparait du faisceau A en aval.

Une autre préparation nous a montré un faisceau latéral proximal différencié de façon continue du côté aval jusqu'au deuxième nœud seulement, tandis qu'au niveau des troisième et quatrième nœuds se continuait par étapes la différenciation.

En résumé, lorsqu'on considère une phyllorhize séparément dans le bourgeon terminal, on voit que *la première manifestation de la différenciation vasculaire apparaît d'abord dans la phylle*. On sait que l'on peut distinguer dans celle-ci deux parties : la partie appendiculaire ou foliaire libre et la partie basale ou caulaire soudée.

On constate que :

1° *C'est au niveau du nœud séparant ces deux parties que se manifeste la première ébauche du faisceau phyllaire par formation d'un premier système nodal.*

2° La lignification se fait ensuite dans la portion caulaire et intercaulaire en deux temps :

a) *Formation de systèmes nodaux*, ou points de lignification situés au niveau des nœuds aval et l'apparition de ces systèmes se fait dans le sens basipète.

b) *Réunion de ces points nodaux par lignification des parties internodales* et mise en contact du système vasculaire de la nouvelle phyllorhize avec le système sous-jacent. Dans ces zones internodales la différenciation est également basipète par rapport à l'ensemble de la plante.

3° *La lignification gagne alors la partie appendiculaire de la phylle en deux temps :*

a) Formation d'un système nodal situé à la base du limbe.

b) Différenciation dans le sens basifuge, par rapport à l'ensemble du végétal, des zones internodales du pétiole et du limbe.

4° La différenciation continue alors en aval vers la racine.

5° Des trois faisceaux de la phylle, le médian se différencie le premier, puis le faisceau latéral proximal par rapport à la vrille, enfin le faisceau latéral distal. Mais il n'y a qu'un simple retard dans la formation de ces trois faisceaux, car on constate que le faisceau médian ait terminé sa différenciation, le faisceau latéral proximal puis le faisceau latéral distal ont commencé la leur.

6° L'étude *in situ* de l'appareil conducteur vasculaire montre que dans les régions nodales les éléments qui constituent les faisceaux sont courts et à spirale serrée, tandis que les éléments sont plus longs dans les entre-nœuds et leur spirale plus lâche.

7° L'étude de nombreuses germinations obtenues dans des conditions normales de température et d'humidité nous montre le système vasculaire primitivement isolé se raccorder rapidement avec l'appareil conducteur sous-jacent. Dans des germinations forcées le système nodal primitif se montre

isolé plus longtemps, tandis que dans certaines germinations obtenues à la mauvaise saison et en pleine terre, donc à croissance lente, il est très difficile d'apercevoir le système nodal primitif isolé, les entre-nœuds étant particulièrement courts, le raccord est pratiquement fait dans le même temps.

8° Si l'on considère que c'est au point correspondant à la base de la feuille que s'est manifestée la première action formative de celle-ci et que le développement partant de ce point a conduit en aval à la formation de l'entre-nœud, en amont à la formation du système conducteur d'une feuille à un seul lobe bien développé, sur lequel apparaissent de bonne heure deux lobes latéraux manifestations de deux sommets végétatifs nouveaux ; si d'autre part nous remarquons que la zone précise d'insertion de la feuille correspond au nœud où l'allongement de la tige est pratiquement nul ou du moins de minime importance par rapport à son accroissement radial et tangentiel, on est appelé à constater que tout se passe comme si, au niveau du point de lignification que nous appelons zone nodale, naissait une *ébauche ligneuse exubérante ou système nodal*, formé d'un vaisseau et de trachéides l'entourant comme d'une gaine. Ce vaisseau s'accroît au point de vue différenciation ligneuse en direction basifuge et basipète pour former une longue trachée qui correspond en amont au protoxylème centrifuge d'un faisceau de nervure foliaire, en aval au protoxylème centrifuge d'un faisceau caulaire d'abord puis intercaulaire puisque différencié aux dépens d'un tissu appartenant à des caules de phylles antérieures.

L'apparition de ce premier système nodal est liée à la formation d'un primordium foliaire assez développé morphologiquement, comme dans la feuille l'apparition des systèmes nodaux situés à la base du limbe semble liée à la formation des lobes du limbe.

Le sens de la différenciation est différent dans la région appendiculaire et dans les régions caulaire et intercaulaire. Au-dessous du système nodal et considérée par rapport à la plus grande partie du végétal la différenciation est basipète, mais dans la partie appendiculaire elle paraît basifuge. BUNON semble avoir fait la même observation dans le *Ribes sanguineum* [31] dont la trace foliaire trifasciculée des feuilles végétatives présente à sa base deux cordons latéraux qui se différencient dans la suite vers le haut et vers le bas.

En fait il nous paraîtra plus logique de dire que *la différenciation est nodifuge*, qu'elle part de part et d'autre du système nodal primitif comme elle se fait de part et d'autre des systèmes nodaux secondaires qui apparaissent dans les nœuds de la tige et dans celui de la base du limbe de la feuille.

C'est l'ordre d'apparition des systèmes nodaux qui nous présente dans la tige une différenciation basipète et dans la feuille une différenciation basifuge. Mais lors de la croissance de la feuille le système conducteur sera plus complexe et nous verrons dans un chapitre spécial comment il se forme et quel est le sens de sa différenciation. D'autre part les faisceaux de la phylle ne restent pas toujours formés d'un unique élément et leur trajet n'est pas non plus toujours indépendant, il nous reste à étudier le système vasculaire du bourgeon terminal et son rapport avec l'édification de phylles voisines.

II. Etude du système conducteur de la jeune tige, son rapport avec la formation des phylles.

Cette étude comprend essentiellement l'examen du système conducteur de chaque entre-nœud depuis le sommet jusqu'à la base de la préparation, mais en y séparant les faisceaux de chaque phylle.

Nous appellerons nœud 1 le premier nœud, celui à l'aiselle duquel nous voyons apparaître la feuille ϵ qui appartient à la phylle 1, l'entre-nœud 1 sera la région internodale inférieure par rapport à ce nœud. Le nœud 2 est celui à l'aiselle duquel se détache la partie appendiculaire de la phylle 2, etc. (schéma 3).

L'entre-nœud 1.

Au-dessous du nœud 1 dans l'entre-nœud 1 on trouve trois faisceaux formés d'un seul vaisseau (le protoxylème centrifuge). Les faisceaux A^1 , B^1 et C^1 représentent les parties caudales du système conducteur de la phylle 1 (fig. 2).

L'entre-nœud 2.

Au nœud 2, au niveau où se détache la partie appendiculaire de la phylle 2, on voit que les faisceaux A^1 et B^1 poursuivent leur trajet indépendant en constituant des faisceaux intercaulaires de la phylle 1. Il n'en est pas de même pour le faisceau C^1 qui aborde le faisceau A^2 le long duquel il continue sa différenciation en un vaisseau spiralé qui se prolonge dans l'entre-nœud 3 par le c^3 .

Mais au niveau de ce même nœud on voit paraître les faisceaux caulaires de la phylle 2 : A^2 , B^2 et C^2 que l'on peut suivre en amont dans la feuille, en aval vers la tige.

Dans l'entre-nœud 2 on compte les cinq faisceaux du cycle externe, parmi lesquels certains sont différenciés à partir de la phylle 1 et que nous étudierons d'abord.

a. FAISCEAUX INTERCAULAIRES DE LA PHYLLE 1.

Les faisceaux D^2 et E^2 constituent respectivement les faisceaux intercaulaires différenciés à la suite des faisceaux caulaires A^1 et B^1 . Ils sont formés chacun par une seule trachée à éléments irréguliers et à spire serrée. L'étirement a été légèrement plus intense pour le faisceau E^2 ce qui prouve son antériorité. Mais cet étirement qui n'a de valeur comparative qu'au même niveau, n'a pu être perceptible qu'en comptant les tours de spire par millimètre au moyen d'un micromètre oculaire (fig. 2).

b. FAISCEAUX CAULAIRES DE LA PHYLLE 2.

Les autres faisceaux externes de cet entre-nœud sont les faisceaux caulaires de la phylle 2. Parmi eux le A^2 est particulièrement intéressant. Il représente en effet un faisceau mixte ou complexe, c'est-à-dire un groupe de vaisseaux qui, s'ils appartiennent au point de vue histogénèse à l'organe et au niveau où on les observe, n'en diffèrent pas moins par les rapports qu'ils ont avec des éléments vasculaires situés dans deux phylles différentes.

L' A^2 est formé de plusieurs éléments, les uns prolongeant des trachées situées dans les nervures latérale et commissurale de la feuille 2, les autres différenciés à la base du C^1 de

la phylle 1. Ce faisceau est constitué par une trachée T_a qui à travers le nœud 2 est formée d'éléments courts et à spirés plus serrées que ceux qui le constituaient dans l'entre-nœud 1 (fig. 3). Au sortir du nœud les éléments de ce vaisseau s'allongent à nouveau et leur spirale devient plus lâche ; le même phénomène se répètera lorsque ce vaisseau traversera le nœud 3 et se continuera par le faisceau c^3 . Durant le trajet du deuxième entre-nœud ce vaisseau constitue un faisceau inter-

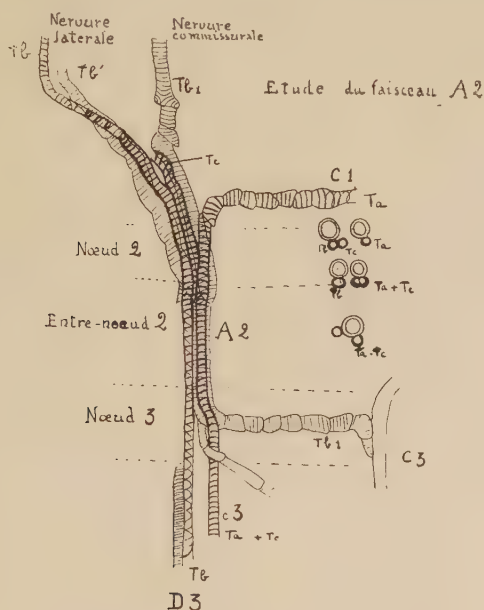


FIGURE 3. — Etude du faisceau mixte A^2 dans l'entre-nœud 2.

caulaire prolongeant le faisceau caulaire C^1 . Dans l'entre-nœud 1 il représentait le protoxylème centrifuge du faisceau C^1 , mais, au cours de sa différenciation basipète, accolé à d'autres trachées il ne représente plus qu'un vaisseau récent qui s'est formé après le protoxylème centrifuge du faisceau A^2 , mais en même temps qu'un vaisseau T_c prolongé en amont vers la nervure commissurale de la feuille 2. Au niveau du tiers supérieur de l'entre-nœud les trachées T_a et T_c s'anastomosent en effet et un vaisseau unique les continue inférieurement ($T_a + T_c$).

Le faisceau A^2 est encore formé d'un protoxylème centrifuge très étiré prolongeant un vaisseau T_b de la nervure laté-

rale et une trachée de grand diamètre à spirale serrée, le dernier élément différencié, qui continue un vaisseau Tb_1 situé dans la partie droite de la feuille.

Le protoxylème centrifuge Tb se suit isolé dans le troisième entre-nœud où il forme le faisceau D^3 .

La trachée Tb_1 au niveau du nœud 3 se sépare de l'ensemble et va se perdre par anastomose termino-latérale, contre le C^3 de la troisième phylle.

Dans la région nodale 2 le long de la trachée Tb un vaisseau Tb' amorce sa différenciation, et semble former un système nodal. Au nœud 3 un autre système nodal donne l'ébauche d'une trachée accolée à la trachée Tb . Ce fait paraît prouver que la formation des vaisseaux récents (formés après le protoxylème centrifuge) s'opère toujours de la même façon, par lignification au niveau des nœuds d'abord, puis dans les régions internodales.

Le faisceau caulaire B^2 est formé de deux vaisseaux dont l'un à spires très lâches correspond au protoxylème centrifuge le second à spires serrées est plus récent. Ils prolongent tous deux des éléments situés dans la nervure médiane de la feuille 2. Mais à la base du pétiole un vaisseau ébauche sa formation dans un système nodal.

Le faisceau caulaire C^2 est formé de deux vaisseaux dont l'un très étiré représente le protoxylème centrifuge, l'autre de diamètre plus grand prolonge un élément de la nervure commissurale.

L'entre-nœud 3.

Dans l'entre-nœud 3 on compte 8 faisceaux dont trois internes. Trois phylles ont participé à la formation de l'appareil vasculaire de cet entre-nœud:

a. LES FAISCEAUX INTERCAULAIRES DE LA PHYLLE 1.

Ce sont les 3 faisceaux du cycle interne.

Le a^3 prolonge le faisceau intercaulaire de la phylle 1 portant au niveau du deuxième entre-nœud la lattré D^2 (Fig. 4). Durant tout le parcours du nœud 3 ce faisceau est longé par des éléments vasculaires courts, anastomosés pointe contre pointe, de sorte qu'à ce niveau le a^3 paraît constitué par deux

vaisseaux. On remarque également à la base de ce même nœud une série d'éléments courts et grêles (v) dont l'extrémité inférieure a la forme d'un sifflet par son dernier élément qui longe le a^3 mais ne paraît pas en contact avec lui. Dans l'autre sens ces éléments peuvent être suivis dans le bourgeon axillaire en un vaisseau différencié assez haut. Dans ce même bourgeon axillaire d'autres éléments accolés bout à bout forment les vaisseaux x , y et z qui ne sont différenciés que dans une zone qui paraît représenter le nœud le plus inférieur du bourgeon latéral, et ne peuvent être suivis du regard ni en amont ni en aval.

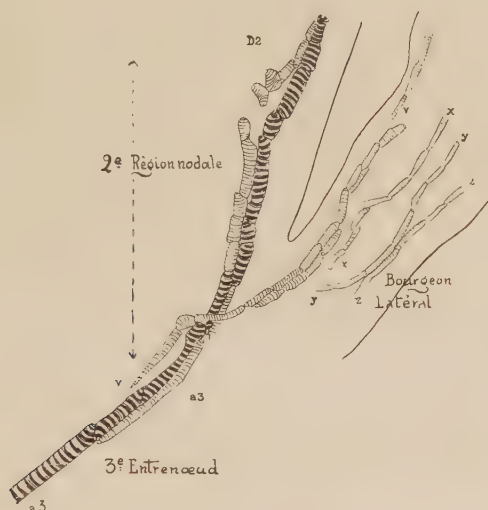


FIGURE 4. — Dans l'entre-nœud 3, étude du faisceau intercaulaire a^3 de la phylle 1, et de l'ébauche du bourgeon axillaire.

Dans la région internodale le a^3 n'est formé que d'un seul vaisseau spiralé assez étiré.

Le faisceau b^3 prolonge inférieurement le faisceau intercaulaire de la phylle 1 portant dans le deuxième entre-nœud la lettre E^2 . Son étirement est plus intense que pour le a^3 , ce qui prouve son antériorité. A la base du nœud trois éléments courts le doublent sans contact (Fig. 5). Nous savons que le faisceau c^3 continue vers la base la trachée T_a différenciée à la suite du faisceau caulaire C^1 de la phylle 1 et d'une autre trachée T_c de la nervure commissurale de la feuille 2.

Son unique élément est moins étiré que b^3 et a^3 car sa différenciation est plus récente.

b. LES FAISCEAUX INTERCAULAIRES DE LA PHYLLE 2.

Ce sont les faisceaux externes D^3 et E^3 et une partie du faisceau A^3 .

Le faisceau D^3 (Fig. 5) au niveau du nœud est formé d'une trachée Tb différenciée à la suite d'un vaisseau caulaire de la phylle 2, qui, à la base de la région nodale, est doublée d'une trachée plus récente, véritable système nodal qui ne se différencie à ce stade que vers la base de la plante (Fig. 3).

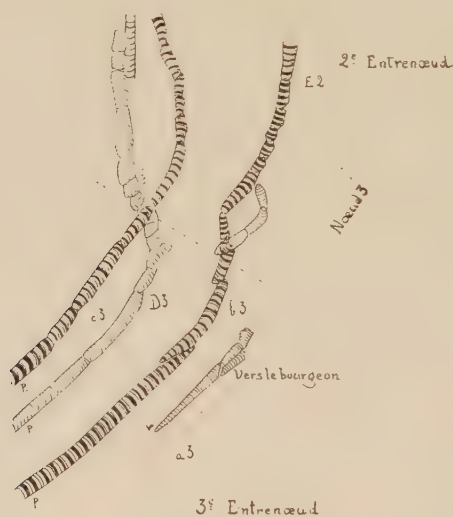


FIGURE 5. — Dans l'entre-nœud 3, étude des faisceaux intercaulaires c^3 et b^3 de la phylle 1 et du faisceau intercaulaire D^3 de la phylle 2.

Dans l'entre-nœud, le protoxylème centrifuge (Tb) très étiré casse et disparaît, et la nécessité du raccord avec l'appareil vasculaire sous-jacent paraît accélérer la lignification de cette deuxième trachée qui assure seule la conduction de la sève (Fig. 5). On se souvient que cette deuxième trachée n'était pas différenciée dans l'entre-nœud 2 au sommet duquel elle n'est indiquée que par le système nodal Tb ; et nous croyons pouvoir expliquer ceci par le fait qu'à ce niveau le faisceau A^2 assure la conduction par ses autres éléments vasculaires (Fig. 3).

Le faisceau intercaulaire E^3 continue inférieurement le faisceau caulaire B^2 de la phylle 2. Son protoxylème centrifuge étiré n'est plus perceptible dès la base du nœud et la trachée récente constitue seule le E^3 (voir coupe tableau I).

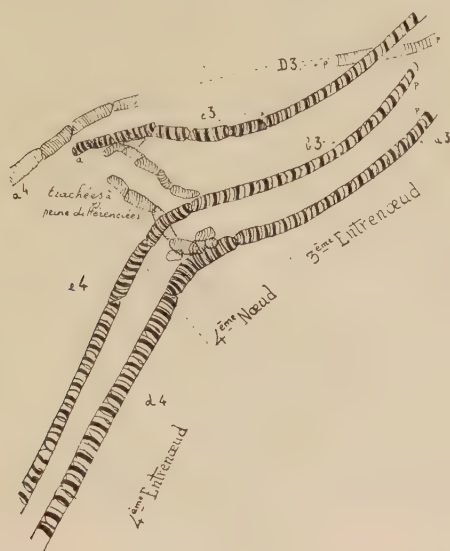


FIGURE 6. — Dans l'entre-nœud 4, étude des faisceaux intercaulaires d^4 et e^4 de la phylle 1 et du faisceau mixte intercaulaire a^4 .

C. LES FAISCEAUX CAULAIRES DE LA PHYLLE 3.

Ce sont les faisceaux externes A^3 (en partie) B^3 et C^3 . Le faisceau mixte A^3 est constitué d'éléments intercaulaires puis-que différenciés à la suite du faisceau C^2 et d'éléments caul-aires de la feuille 3.

Au niveau du nœud le A^3 est formé de 5 vaisseaux (Fig. 7). Trois de ces vaisseaux prolongent inférieurement des élé-ments situés dans la portion latérale correspondante de la feuille 3. Le protoxylème centrifuge du faisceau entier A^3 a disparu. Deux autres vaisseaux prolongent le C^2 , l'un d'eux très étiré poursuit le protoxylème centrifuge de ce faisceau.

Dans l'entre-nœud 3 le faisceau A^3 n'est plus formé que de trois vaisseaux dont deux différenciés à partir d'éléments de la phylle 3, le troisième est la trachée non étirée différenciée à la suite du vaisseau récent T_c de C^2 , et d'un vaisseau récent T_a de même âge de la partie droite de la feuille 3.

La trachée continuant le protoxylème centrifuge de C^2 à spirale de plus en plus étirée a disparu dès la base du nœud, ne montrant au cours de l'entre-nœud que des fragments de spirale témoins de son morcellement.

À la base de l'entre-nœud cette trachée étirée reprend sa régularité pendant un trajet très bref dans le nœud 4. Le c^4 ne se trouve formé de ce fait que par la grosse trachée mixte, $T_c + T_a$, tandis que le D^4 est constitué par les éléments différenciés à la suite des deux vaisseaux caulaires de A^3 .

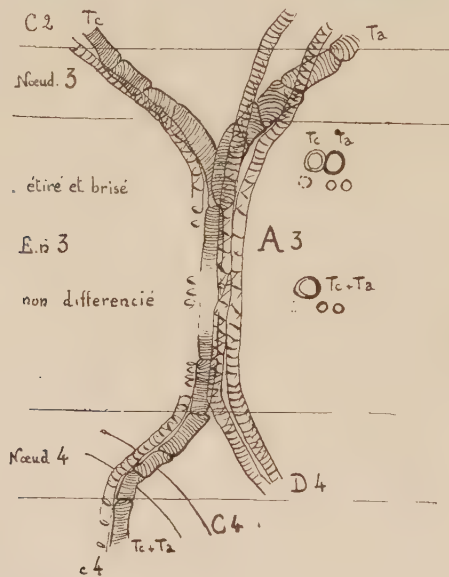


FIGURE 7. — Etude du faisceau mixte A^3 .

Nous notons que si nous comparons dans le A^3 la trachée différenciée à la suite du protoxylème de C^2 , avec le protoxylème centrifuge de D^3 et E^3 , ses éléments ont cassé laissant des traces tandis qu'on ne peut en trouver pour les faisceaux E^3 et D^3 et ceci nous prouve que la différenciation du C^2 s'est effectuée plus récemment.

D'autre part on observe que rien ne réunit ici le A^3 au C^4 (indiqué sur la fig. 7 dans un plan plus profond), comme dans le nœud 3 le A^2 était réuni au C^3 . Il s'agissait donc d'une *anastomose transitoire* qui disparaît à mesure que croît la plante.

Le faisceau *C* des nœuds relativement jeunes présente seulement sur son bord distal à la vrille une pointe dans laquelle les vaisseaux font un angle aigu plus ou moins prononcé.

Les faisceaux caulaires B^3 et C^3 sont constitués par trois vaisseaux, mais la trachée la plus ancienne ne représente pas le protoxylème centrifuge, celui-ci a disparu sans laisser de traces ; mais nous pouvions nous y attendre du fait que le protoxylème des faisceaux plus récents E^3 et D^3 est cassé par étirement.

En résumé cet entre-nœud nous a montré : 1° Les faisceaux intercaulaires de la phylle 1 constitués d'un seul vaisseau, le faisceau médian étant le plus ancien (b^3), le latéral gauche, le plus récent (c^3) ; 2° Les faisceaux intercaulaires de la phylle 2 formés de deux vaisseaux dont le protoxylème centrifuge plus ou moins étiré indiquait une différenciation plus ancienne pour le faisceau médian (E^3) et une différenciation récente pour la portion de A^3 intercaulaire latéral gauche ; 3° Les faisceaux caulaires de la phylle 3 formés de trois éléments où l'étude de détail permet les mêmes observations, par la comparaison de l'étirement de la trachée la plus ancienne.

L'entre-nœud 4.

On y trouve les dix faisceaux normaux des Cucurbitacées en deux cercles de 5 l'un externe, l'autre interne. Quatre phylles ont participé à la formation de l'appareil conducteur de cet entre-nœud.

a. LES FAISCEAUX INTERCAULAIRES DE LA PHYLLE 1.

Ce sont les faisceaux d^4 et e^4 prolongeant respectivement les faisceaux a^3 et b^3 . Ils sont formés d'une unique trachée plus étirée pour le e^4 (fig. 6).

Le d^4 à la base du nœud 4 est en contact avec une suite d'éléments vasculaires orientés transversalement paraissant le mettre en relation avec le A^3 . Le e^4 de la même façon paraît en contact avec le a^3 par deux séries transversales d'éléments vasculaires.

Le faisceau intercaulaire continuant le c^3 est le a^4 qui est devenu un faisceau mixte ou complexe le long duquel l'unique trachée qui constituait le c^3 ne se différencie pas au-delà du

nœud 4 (fig. 6). Le raccord de ce faisceau intercaulaire avec le système conducteur sous-jacent est établi par contact latéral, mais non par anastomose et ce n'est que plus tard que la différenciation se poursuivra dans le sens basipète, soit par le prolongement de cette trachée, soit par la différenciation d'une autre plus récente.

b. LES FAISCEAUX INTERCAULAIRES DE LA PHYLLE 2.

Nous en trouvons trois dans le cercle interne : les a^4 , b^4 et c^4 .

Le a^4 , contre lequel l'unique trachée du c^3 vient terminer sa différenciation, prolonge le faisceau intercaulaire D^3 de la phylle 2, et l'on sait que ce n'est plus le protoxylème centrifuge trop étiré qui le représente, mais une trachée récente, le long de laquelle, par endroits, des fragments de spirale témoignent les vestiges de la trachée primitive.

Le b^4 n'est également formé que d'un seul vaisseau qui prolonge le vaisseau récent du faisceau intercaulaire E^3 de la phylle 2. Son protoxylème centrifuge a complètement disparu par suite d'un étirement plus intense que le a^4 .

Le c^4 prolongeant la portion intercaulaire de A^3 de la phylle 2 comprend deux vaisseaux : une grosse trachée récente et un protoxylème centrifuge que l'étirement n'a brisé que par places, ce qui prouve toujours et d'une façon particulièrement nette que sa différenciation s'est faite plus tard que celle des trachées primitives des faisceaux a^4 et surtout b^4 . D'autre part ce faisceau c^4 au niveau du nœud 4 est en contact avec une série d'éléments vasculaires orientés obliquement dont l'autre extrémité paraît en relation avec la base du E^3 (schéma 3). Ces ponts anastomotiques ont une valeur qui nous échappe pour l'instant mais que nous tâcherons d'interpréter dans un paragraphe spécial.

L'examen de ces trois faisceaux internes nous permet de déduire que, dans le temps, chacun d'eux a été formé d'une seule trachée : le protoxylème centrifuge, puis de deux par suite de la différenciation d'une grosse trachée récente et enfin d'un seul vaisseau, par suite de la disparition par étirement du protoxylème centrifuge. Ces trois stades ne sont pas atteints en même temps pour les trois faisceaux ce qui permet d'apprécier l'âge relatif de chacun d'eux.

c. LES FAISCEAUX INTERCAULAIRES DE LA PHYLLE 3.

Ce sont les faisceaux externes D^4 , E^4 et une partie de A^4 prolongeant respectivement les faisceaux caulaires portant les lettres A^3 , B^3 , C^3 de la phylle 3.

Le faisceau D^4 prolongeant la partie caulaire de l' A^3 voit les deux vaisseaux qui constituaient ce dernier se continuer mais l'un d'eux, le plus ancien, est étiré, brisé et se perd.

Il en est de même pour le faisceau E^4 qui se trouve finalement constitué par une seule trachée récente mais plus étirée que la trachée correspondante de D^4 .

d. LES FAISCEAUX CAULAIRES DE LA PHYLLE 4.

Ils représentent dans l'entre-nœud 4 les faisceaux externes A^4 , B^4 et C^4 de la jeune tige.

Le faisceau A^4 possède 7 vaisseaux dont deux constituent le prolongement intercaulaire de C^3 . Mais on remarque que la trachée récente de C^3 au cours de cet entre-nœud est différenciée en même temps qu'une trachée récente de A^4 et qu'elles se trouvent prolongées de ce fait par un vaisseau unique qui se différencie dans le c^5 de l'entre-nœud suivant. Nous pouvions déjà faire la même constatation dans le faisceau A^3 où la trachée récente de la portion intercaulaire prolonge en fait deux vaisseaux situés d'une part dans la feuille 3 et d'autre part dans le faisceau C^2 . Mais ici, dans le A^4 , si l'on suit la différenciation de cette trachée (d'origine mixte), on la voit se poursuivre dans le D^5 , tandis que le vaisseau mixte de A^3 se poursuivait inférieurement dans c^4 (tableau I).

Les faisceaux caulaires B^4 et C^4 sont formés de quatre éléments vasculaires, *mais leur trachée la plus étirée ne représente pas le protoxylème centrifuge* et nous ne pouvons même pas être sûrs qu'elle représente la seconde trachée formée. En effet l'étirement a été si intense dans cet entre-nœud que le protoxylème centrifuge des faisceaux internes b^4 , a^4 et même c^4 n'est représenté que par des fragments épars, et nous savons que ces vaisseaux se sont différenciés bien plus récemment. Nous avons pu remarquer ceci déjà à propos des faisceaux caulaires A^3 , B^3 et C^3 , dont la trachée la plus étirée représentait sans doute le vaisseau formé immédiatement après le protoxylème centrifuge. L'étude des entre-nœuds plus in-

férieurs, donc plus âgés, nous confirmera cette observation pour les faisceaux les plus anciens, c'est-à-dire les faisceaux externes et certains faisceaux internes.

L'entre-nœud 5.

Ce cinquième entre-nœud est le plus ancien de notre préparation. Son système conducteur est constitué toujours par les deux cercles de 5 faisceaux externes et internes.

Cinq phylles ont participé à sa formation (tableau I).

La phylle 1 par une partie des faisceaux b^5 , c^5 qui constituent de ce fait des faisceaux intercaulaires mixtes.

La phylle 2 par une partie du faisceau d^5 , la totalité du e^5 et une partie du a^5 .

La phylle 3 par une partie des faisceaux a^5 , b^5 et c^5 et même par une partie du D^5 .

La phylle 4 par une partie de A^5 , la totalité du E^5 et la plus grande partie du D^5 .

La phylle 5 par les faisceaux caulaires C^5 et B^5 en entier et la plus grande partie de A^5 .

Les faisceaux caulaires de la phylle 5 sont formés d'un nombre considérable de vaisseaux : 6 à 7 éléments pour les faisceaux B^5 et C^5 et 10 pour le faisceau mixte A^5 . Ce faisceau est non seulement mixte par suite de l'accolement de trachées, mais aussi par anastomose de vaisseaux.

Parmi les dix faisceaux de cet entre-nœud il en est peu qui soient formés de vaisseaux différenciés à la suite d'éléments situés dans une seule phylle. De ces faisceaux que nous appellerons « simples » on ne peut guère citer que les faisceaux caulaires B^5 et C^5 , le faisceau intercaulaire E^5 (de la phylle 4) dans le cercle externe. Le D^5 ayant sa grosse trachée différenciée à la suite d'éléments de la feuille 4 et du C^3 , ne peut être considéré comme un faisceau simple. Dans le cycle interne le faisceau e^5 seulement est simple car ses éléments sont formés à la suite des vaisseaux du B^2 . Quant au faisceau interne d^5 s'il est provisoirement simple, il ne le sera pas longtemps du fait de la différenciation dans le sens basipète d'éléments intercaulaires latéraux gauches de la phylle 1.

Il est de plus intéressant de constater, au niveau du nœud 5, l'apparition d'une nouvelle série transversale de trachéides

qui met en contact le a^4 et le e^5 . Un autre pont de trachéides réunit la base du d^4 au sommet du a^5 , tandis qu'une série nouvelle d'éléments orientés obliquement met en relation la base du faisceau A^4 et le sommet du d^5 (voir schéma 3).

On retrouve également les ponts anastomotiques décrits dans le nœud 4.

Interprétation synthétique des résultats d'observation.

L'étude de ce bourgeon terminal nous a montré que l'appareil vasculaire de la tige de *Cucurbita pepo* est constitué par la formation de systèmes élémentaires successifs se différenciant par zones nodales puis internodales dans un sens basipète. Aux dépens de la caule propre à leur phylle ces systèmes forment d'abord 3 faisceaux caulaires suivis d'éléments intercaulaires différenciés à travers les caules des phylles antérieures, jusqu'à la racine commune où ils deviennent des faisceaux radiculaires.

Dans cette différenciation les éléments cheminent, soit indépendamment en constituant des faisceaux caulaires ou intercaulaires simples, soit accolés aux éléments d'autres faisceaux formant des faisceaux mixtes dont au moins une partie est intercaulaire.

a. ANASTOMOSES DE FAISCEAUX. FAISCEAUX SIMPLES. FAISCEAUX MIXTES OU COMPLEXES.

Nous avons désigné sous le nom de faisceau simple, un ensemble plus ou moins important de vaisseaux différenciés à la suite d'éléments situés dans une même phylle, et l'étude du cinquième entre-nœud ne nous a montré que 3 faisceaux externes et un faisceau interne réalisant cette définition.

Sous le terme de *faisceau mixte* ou *complexe* nous entendons un ensemble d'éléments vasculaires qui, s'ils appartiennent au même titre que le conjonctif voisin à l'organe et au niveau où on les observe, du point de vue histogénèse, n'en sont pas moins différenciés à la suite d'autres éléments situés dans des phylles différentes.

Il y a apparition du premier faisceau mixte dès que le système vasculaire de la tige est formé par la participation de

deux phylles. Le faisceau *A* est alors mixte avec une partie caulaire et une partie intercaulaire si intimement accolées qu'elles paraissent former un tout homogène sur une coupe transversale (tableau I). Mais nous avons vu que, dans sa différenciation vers la base, ce faisceau se poursuit par deux faisceaux dans lesquels paraissent se continuer d'une part les éléments caulaires, d'autre part les éléments intercaulaires.

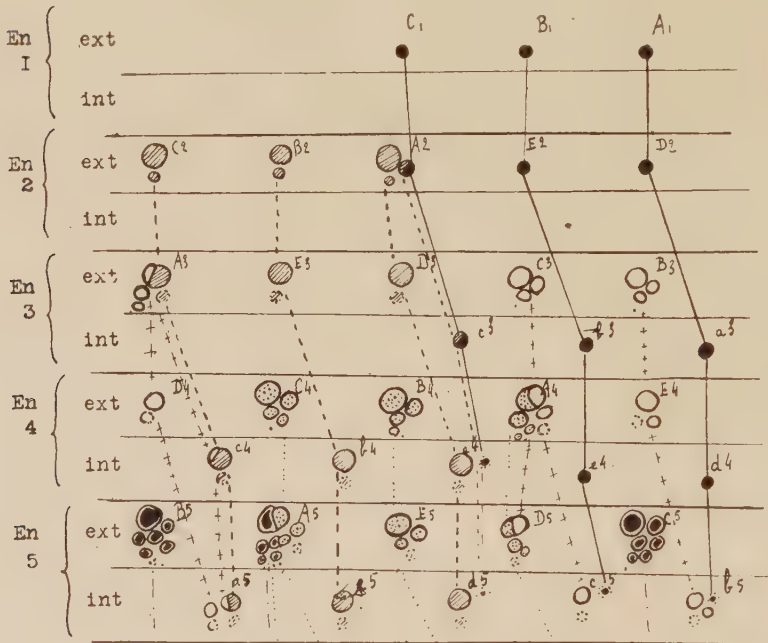


TABLEAU I.

Coupes schématiques des faisceaux ligneux des phylles du bourgeon terminal, leur participation dans la formation du système vasculaire de la jeune tige. Le contour pointillé indique l'étirement plus ou moins intense.

Nos nombreuses observations nous ont montré maintes fois ce cas idéal où le faisceau interne *c* n'était constitué que par la différenciation prolongée de la partie intercaulaire du *A* supérieur et le faisceau externe *D* par des vaisseaux différenciés à la base des éléments caulaires du *A* supérieur. Mais une telle distribution n'est que passagère et perceptible seulement dans de très jeunes entre-nœuds.

Tous les faisceaux externes proximaux par rapport à la vrille, dès qu'ils se sont montrés mixtes sur notre préparation, *présentaient des anastomoses de vaisseaux* et deux trachées différenciées dans des phylles différentes s'anastomosant étaient suivies d'une trachée unique poursuivant sa différenciation dans le c ou dans le D , déterminant de ce fait la production d'un *vaisseau mixte*. C'est ainsi que la trachée mixte de A^2 et A^3 poursuit sa différenciation dans le c^3 et c^4 , la trachée mixte de A^4 continue la sienne dans le D^5 (tableau I).

L'étude du tableau I nous montre que, après le faisceau A , ce sont les faisceaux c et D qui deviennent mixtes puis les faisceaux internes b et a et enfin le faisceau d .

Le faisceau du cycle interne portant la lettre e est encore simple sur cette préparation et cette constatation paraît en accord avec l'observation de ZIMMERMANN [205] qui constate la présence d'un « faisceau réduit » dans le cycle interne de certaines Cucurbitacées, c'est son para-cathodique interne qui n'est autre que notre e .

Mais comme il nous a été donné d'observer que tous les faisceaux ont été simples plus ou moins longtemps avant de devenir complexes, nous pouvons en déduire que ce faisceau interne ne tardera pas à le devenir, car les systèmes élémentaires de toutes les *phylles* dans leur différenciation basipète vers la racine convergent vers le cercle interne qui n'est formé que de faisceaux intercaulaires.

b. ANASTOMOSES DE VAISSEAUX.

FORMATION DE VAISSEAUX MIXTES.

Nous avons appelé vaisseaux mixtes des vaisseaux différenciés à la suite de deux éléments situés dans des phylles différentes. Nous avons ainsi observé la trachée ($T_a + T_c$) du faisceau A^2 (fig. 3) et la trachée ($T_a + T_c$) du faisceau A^3 (fig. 7). On constate que ces deux trachées, bien que différenciées à la suite d'éléments vasculaires situés dans deux phylles distinctes, sont en réalité contemporaines par leur formation, autrement dit de même âge ou enfin de même état de différenciation, elles peuvent alors s'anastomoser, quelle que soit la hiérarchisation dans l'espace du segment du végétal auquel elles paraissent appartenir. Ce fait nous amène à une double conclusion :

a) *Le temps de différenciation seul importe et non ce que les auteurs ont voulu appeler origine dans l'espace.*

b) Tous les éléments appartiennent en effet en propre à l'organe et au niveau où on les observe, le stimulus seul paraît avoir une origine dans l'espace.

Quant à la répartition de ces vaisseaux mixtes au cours de leur différenciation dans les faisceaux des entre-nœuds inférieurs elle n'obéit pas à une loi absolue et nous n'en pouvons déduire que la fusion profonde des éléments conducteurs des phylles.

Dans la différenciation d'un faisceau vers la base du végétal le protoxylème centrifuge devient une trachée récente s'il se différencie accolé à un faisceau plus ancien.

Au fur et à mesure que se développe la phylle son système vasculaire est constitué de faisceaux dont les éléments sont de plus en plus nombreux, et ce phénomène est corrélatif de l'allongement des entre-nœuds.

La première trachée différenciée dans le faisceau est désignée sous le terme de protoxylème centrifuge. Lorsque le très jeune faisceau n'est donc formé que d'un seul élément, celui-ci représente son protoxylème centrifuge. Mais à mesure que s'accroît la phylle d'autres trachées plus récentes se forment et l'allongement concomitant entraîne l'étirement des vaisseaux déjà formés. L'étirement a un résultat d'autant plus grand que le vaisseau est plus ancien, si bien que la plus ancienne trachée formée d'abord est rompue, morcelée, puis successivement, les vaisseaux de plus en plus récents.

S'il est possible de repérer quelques traces du vaisseau par l'examen *in situ* des régions internodales et surtout nodales cela devient d'une difficulté très grande dans la coupe de l'entre-nœud. Très généralement, dès qu'un vaisseau simple ou complexe est formé de plus de trois vaisseaux on ne trouve plus le protoxylème centrifuge, et si ce nombre est plus grand plusieurs trachées primitives ont de la même façon disparu.

Le terme de protoxylème centrifuge doit être strictement réservé à la première trachée formée, on ne peut donc absolument pas donner ce nom à la trachée la plus ancienne, la plus petite (celle qui situe le centre de différenciation ligneuse de ce faisceau d'après BERTRAND C. E. [6]) sur une coupe,

si l'on n'a pas de preuves suffisantes. Ainsi les faisceaux A, B et C (tableau I) à partir de la phylle 3 n'ont plus leur protoxylème centrifuge, tandis que ces mêmes faisceaux dans les phylles supérieures le présentent nettement car on le suit *in situ*.

Lorsque l'on suit la différenciation basipète de cette trachée il est intéressant de voir son comportement lors de son cheminement accolé aux éléments d'un faisceau plus ancien. Dans ce faisceau, mixte par le fait, l'élément continuant inférieurement le protoxylème centrifuge du faisceau supérieur se différencie accolé aux vaisseaux récents de la formation ancienne, il ne constitue donc plus du protoxylème centrifuge mais du bois récent au même titre que les trachées récentes du faisceau mixte, l'étirement de leur spirale lignifiée montre que leur âge est sensiblement le même et cela est si vrai que nous avons pu voir ces vaisseaux s'anastomoser.

Si, considérant par exemple la trachée qui représente le protoxylème centrifuge du C² (tableau I), nous suivons sa différenciation basipète, elle se poursuit par un vaisseau récent dans le faisceau A³ (dont le protoxylème centrifuge a disparu), et elle se continue plus bas en donnant encore le protoxylème centrifuge de c⁴, tandis que son prolongement basipète dans le a⁵ représente un vaisseau récent de ce faisceau.

Au fur et à mesure que se poursuit la différenciation vers la base de la plante, une trachée qui constituait le protoxylème centrifuge d'un faisceau d'entre-nœud supérieur, forme donc un vaisseau récent par rapport aux éléments du faisceau mixte le long duquel elle se différencie. Mais on sait que l'évolution vasculaire est si rapide chez les Cucurbitacées que l'on observe très rapidement l'apparition de formations secondaires, de sorte que le prolongement de cette trachée après avoir donné un vaisseau primaire récent peut se poursuivre par un élément secondaire dans les entre-nœuds inférieurs durant son parcours accolé aux éléments de faisceaux mixtes intercaulaires internes.

La trachée en question peut d'ailleurs s'être anastomosée à d'autres vaisseaux de même âge, comme c'est le cas pour le protoxylème centrifuge de C¹, lors de sa différenciation dans le faisceau A².

Les notions de protoxylème, bois primaire récent, et bois secondaire, n'ont donc de valeur que dans un faisceau con-

sidéré indépendamment à un niveau déterminé. Dans les entre-nœuds amont ou aval la suite de ce faisceau présente aussi un protoxylème, des vaisseaux plus ou moins récents ou secondaires. Ils ne constitueront le prolongement dans un sens ou dans l'autre des protoxylèmes et vaisseaux primaires ou secondaires du faisceau dont on est parti que si celui-ci est resté simple et ne s'est pas différencié le long d'un autre faisceau plus ancien.

CHAUVEAUD [53] a fait la même constatation à propos des nouveaux vaisseaux de la feuille de *Picea* qui présentent des épaississements annelés ou spiralés caractéristiques et font suite cependant à d'autres vaisseaux secondaires. L'auteur en conclut que si le protoxylème centripète de la racine est toujours primaire, le soi-disant protoxylème centrifuge de la tige est souvent secondaire. De sorte que ce terme que nous avons adopté pour sa commodité ne correspondrait pas à une réalité stricte si l'on considère l'ensemble du végétal. Il n'a d'autre prétention pour nous que de désigner la première trachée centrifuge formée, dans la tige et dans la feuille.

Les séries transversales de trachéides représentent des plexus intercaulaires.

Nous avons, dans notre étude topographique, constaté la présence au niveau des nœuds de « ponts anastomotiques » reliant latéralement les faisceaux. Ces ponts apparaissent avec le vieillissement des nœuds et successivement forment ainsi une série transversale reliant le *a* supérieur au *e* inférieur, puis d'autres mettant en contact le *b* supérieur et le *a* inférieur (schéma 3), le *E* supérieur et le *c* inférieur.

Dans un nœud plus âgé d'autres ponts relient de plus, le *d* amont au *a* aval et le *A* amont au *d* aval. Plus tard d'autres ponts se formeront encore que nous étudierons dans la tige adulte. Les éléments constituant ces séries transversales sont courts, peu étirés et ils semblent correspondre à la définition des trachéides suivant le terme adopté par SANIO (fig. 6). Il est à remarquer qu'ils réunissent entre eux principalement les faisceaux intercaulaires. Nous en sommes réduits à faire sur leur rôle de simples hypothèses. Deux interprétations nous semblent possibles : 1° ce sont de simples traits d'union assurant la conduction de faisceau à faisceau par trachéides ;

2° ce sont de véritables systèmes nodaux différenciés pour des besoins physiologiques car nous ne perdons pas de vue que le raccord des systèmes vasculaires des phylles entre eux paraît une chose d'intérêt primordial. Quoi qu'il en soit nous avons la formation d'un véritable plexus intercaulaire pour lequel l'étude de la tige adulte nous donnera de précieux renseignements.

Conclusions.

En résumé l'étude du bourgeon terminal et de la formation de la tige au double point de vue morphologie externe et structure interne nous a mené aux constatations suivantes.

1° MORPHOLOGIQUEMENT. La tige se forme et croît par la coalescence des caules et elle n'a de raison d'être que par la formation de phylles de phyllorhizes nouvelles. C'est ce que BONNIER et FLOT, ne considérant que les feuilles dans leurs rapports avec l'axe, ont appelé : origine foliaire de la tige.

2° DU POINT DE VUE STRUCTURE INTERNE. *a) Le nombre des faisceaux croît d'abord dans le cycle externe, dans le cycle interne ensuite.*

b) Le nombre des éléments d'un même faisceau augmente parallèlement dans les faisceaux externes puis dans les faisceaux internes. Cette augmentation est due à deux causes : A. La formation d'éléments nouveaux différenciés à partir de la feuille ; c'est pourquoi nous étudierons la formation de cette dernière. B. Par anastomoses de faisceaux. Mais ce nombre ne croît pas à l'infini car le simple raisonnement nous amène à penser avec DE MIRBEL que s'il en était ainsi, si le faisceau complexe était formé par la somme des éléments de tous les faisceaux qui lors de leur différenciation basipète empruntent son trajet, il dépasserait en diamètre et en profondeur la section d'une tige normale alors même qu'une vingtaine de phylles seulement aient participé à sa constitution.

Nous avons en effet, observé qu'il y a anastomoses de vaisseaux de même âge ce qui réduit considérablement le nombre des éléments et d'autre part la différenciation basipète marque un temps d'arrêt dès qu'elle a atteint le système conducteur sous-jacent.

c) Lors de cette différenciation basipète, comme nous l'avons observé pour le protoxylème centrifuge, il y a pour les vaisseaux récents également édification de systèmes nodaux successifs, puis différenciation internodale.

d) L'étude de l'étirement ou de la disparition des plus vieilles trachées montre toujours le retard de formation de la partie gauche sur la partie droite de la phylle.

e) Enfin la nécessité du raccord avec l'appareil conducteur sous-jacent est si impérieuse que, si la première trachée s'est rompue, la deuxième active sa différenciation pour la remplacer physiologiquement : par exemple le faisceau D^3 (fig. 3 et 5).

Au total le système conducteur de ce qu'il est convenu d'appeler tige n'est représenté que par la somme des systèmes élémentaires des phylles dont la coalescence et la fusion sont si intenses par suite des anastomoses de faisceaux et vaisseaux que seule l'étude *in situ* permet de les retrouver.

CHAPITRE III.

LE BOURGEON AXILLAIRE.

Généralités.

Tandis que l'axe principal continue à s'allonger par son bourgeon terminal, la ramification de la tige, dit COURCHET [69], se forme par l'évolution des bourgeons latéraux. Ces bourgeons latéraux, et plus tard les rameaux qui n'en sont que le développement, reproduisent tout ce que nous avons observé dans l'évolution de la gemmule. En fait, observe DE JUSSIEU [124], ils ne diffèrent de cette dernière et de la tige, qu'en ce qu'ils s'implantent sur la tige elle-même au lieu de s'implanter dans le sol. Ces bourgeons naissent en général à l'aisselle d'une feuille d'où leur nom de bourgeons axillaires et se développent par un mamelon initial qui s'allonge par son sommet tandis que, sur ses flancs et de bas en haut, de petites excroissances forment les feuilles (VAN TIEGHEM [195]). Il y a, dira CHAUVEAUD en 1921, à propos de *Iberis umbellata*, production de deux phyllorhizes au dessus de l'aisselle foliaire, puis apparition de phyllorhizes nouvelles dans le même ordre que sur la gemmule, et le système vasculaire de ces phyllorhizes est composé de la même manière dans tous les cas. Seulement, tandis que les deux premiers faisceaux phyllaires de la plante sont unis directement aux faisceaux radiculaires, les deux premiers faisceaux phyllaires d'un rameau sont reliés par des vaisseaux courts au faisceau phyllaire de la phyllorhize axillaire [51]. C'est cette observation que nous allons essayer de vérifier dans les rameaux axillaires de *Cucurbita pepo*.

LE BOURGEON AXILLAIRE DES CUCURBITACÉES. LA VRILLE.

A l'aisselle de la feuille des Cucurbitacées on remarque avec BEILLE [4] un complexe comprenant au maximum : une fleur centrale mâle ou femelle, un rameau végétatif latéral et une vrille ramifiée sur la nature de laquelle de nombreux auteurs ont donné leur opinion.

Dans l'étude du bourgeon latéral il est matériellement impossible de ne pas faire celle de la vrille. Elle paraît se développer en effet avec une grande rapidité, et elle a généralement atteint une grande taille lorsque morphologiquement le bourgeon s'accroît. D'autre part, lorsqu'une différenciation apparaît dans ce dernier, elle se montre si étroitement liée au système vasculaire de la vrille, que nous ne pouvons, avant d'exposer nos recherches, omettre de mentionner les hypothèses que sa nature et sa position ont inspiré.

La vrille naît sur le bord de l'insertion pétiolaire et en dehors de celle-ci, elle est tantôt simple, tantôt pennatiramifiée et manque d'une façon complète dans les premiers entrenœuds de *Cucurbita pepo* alors qu'aux nœuds supérieurs son volume est très développé par rapport à celui des autres feuilles du bourgeon.

Du point de vue historique il est peu de questions morphologiques et anatomiques qui aient donné lieu à plus de controverses.

Tantôt considérée comme une première feuille du bourgeon axillaire par DUTAILLY [90, p. 596-609], LESTIBOUDOIS [132], VAN TIEGHEM [187], elle paraît encore d'origine foliaire pour GASPARINI, BRAUN, CAUVET et d'autres auteurs. Elle ne représente qu'une simple partie de feuille pour CLOS [64, p. 545], est considérée comme une stipule par DE SAINT HILAIRE DE CANDOLLE et STOKS ou comme une bractée par GUILLARD [116].

Pour d'autres, elle dériverait d'organes axiles (rameau ou pédoncule) (FABRE et DUCAISNE [88], CHATIN (J.) [42, p. 18]). Selon NAUDIN [156] elle n'est autre qu'un rameau axillaire végétatif atrophié (p. 109) tandis que TASSI en fait un rameau floral [179, p. 332].

Enfin certains botanistes ont rapporté ces vrilles aux racines.

En 1866 CHATIN (Ad.) admettait que les vrilles simples sont

toujours de nature axile (rameau ou pédoncule), tandis que les vrilles rameuses correspondent, par leur corps à un axe commun à des pédoncules ; par leurs ramifications tantôt à des pédoncules, tantôt à des feuilles [41].

BEILLE [4] enfin constatant la présence de bourgeons sur certaines vrilles voit dans celles-ci un organe mixte constitué par un rameau végétatif ayant entraîné sa préfeuille axillante.

Du point de vue anatomie, VAN TIEGHEM [187] y décrit une symétrie bilatérale par rapport à un plan, l'arc formé par les faisceaux en nombre impair est ouvert pour *Cucurbita pepo* et il s'agirait de ce fait d'une structure de pétiole.

Tel n'est pas l'avis de LOTAR [141] qui y décrit 6 faisceaux dans lesquels il constate une symétrie bilatérale avec un faisceau médian antérieur, un faisceau médian postérieur et quatre faisceaux symétriques.

Le désaccord des opinions paraît flagrant tant sur l'origine que sur l'anatomie de la vrille, mais on constate son rapport avec le développement du bourgeon et des feuilles en l'expliquant toutefois par des interprétations différentes.

Edification du rameau axillaire.

1. Formation de la première phylle sur l'aisselle foliaire.

Sur la figure 4 du bourgeon terminal on peut voir l'ébauche foliaire du bourgeon latéral en train d'apparaître au niveau du nœud 3 à l'aisselle de la feuille de la phylle 3.

Morphologiquement le mamelon assez développé et allongé ne présente au point de vue différenciation vasculaire que les systèmes nodaux situés dans le nœud le plus inférieur du rameau.

On y trouve, en effet, un vaisseau v , dont on suit en aval la différenciation jusqu'au sommet du a^3 de la tige mère le long duquel sans contact il paraît se terminer par un élément allongé en forme de coin. En amont cette trachée se poursuit assez haut et reprend, après une brève interruption, sa différenciation. Mais latéralement d'autres trachées se différencient dont le vaisseau x tout près du vaisseau v , et les vaisseaux y et z paraissant soudés mais en fait, situés sur deux

plans assez voisins. Des deux derniers vaisseaux le plus différencié en aval est le vaisseau *y*.

A un stade plus avancé le système nodal qui se différencie en aval vers le faisceau *a* de la tige mère est formé de deux vaisseaux : le vaisseau *x* et le vaisseau *v*. Tandis que le vaisseau *y* d'abord, puis le vaisseau *z* poursuivent en aval leur différenciation vers le faisceau *b* de la tige mère, qu'ils longent sans contact comme les vaisseaux qui se lignifient le long du *a*. Nous voyons donc apparaître un triple système nodal comme dans toutes les phylles étudiées jusqu'ici, et leur différenciation se poursuit d'abord en aval puis en amont. Ainsi les vaisseaux *v* et *x* représenteraient, dans la caule de la première phylle, le faisceau *B'* médian et il s'est en effet différencié le premier, tandis que le vaisseau *y* qui se différencie après ne serait autre que le faisceau *A'* et le vaisseau *z* le faisceau latéral gauche *C'*.

EVOLUTION DE LA PARTIE APPENDICULAIRE DE LA PHYLLE 1 DU BOURGEON LATÉRAL : LA VRILLE.

En amont la partie appendiculaire se forme et l'on s'aperçoit que si primitivement elle représentait morphologiquement un bourrelet analogue aux primordiums foliaires normaux, celui-ci s'aplatit peu dans la suite et se divise en trois tronçons d'égale épaisseur, et c'est la vrille qui s'ébauche ainsi. S'il s'agissait d'une feuille normale, le mamelon initial aurait à ce stade déjà formé une ébauche de la phylle supérieure, du moins par l'apparition d'un nouveau bourrelet foliaire ; mais ici l'évolution de la première phylle se poursuit longtemps avant qu'apparaissent les phylles postérieures.

Si l'on examine dans le premier stade la phylle 1, on peut la voir dans sa partie appendiculaire composée au point de vue ligneux d'un faisceau pour chaque tronçon. Dans la partie commune à la base de ces trois tronçons qui correspondrait à la partie pétiole d'une feuille normale, ces trois faisceaux se différencient et plus bas dans la caule ils forment les faisceaux *A'*, *B'* et *C'*. Le faisceau *B'* est formé de deux éléments plus ou moins soudés (schéma 4).

Mais cette phylle évolue et si sa partie caulaire comprend toujours les trois faisceaux *A*, *B*, *C* dont le nombre d'éléments augmente, on compte dans le pétiole 5 faisceaux, et plus haut

dans le tronçon médian 3, pendant que les deux tronçons latéraux en ont chacun deux (schéma 5).

() 29



SCHÉMA 4.

Diagramme topographique des formations vasculaires des phylles dans le bourgeon latéral et la vrille.

Les faisceaux caulaires de la vrille sont figurés en gros pointillé.

Les branches des faisceaux a^1 et b^1 qui se prolongent dans le rameau de deuxième ordre à l'aisselle de la vrille sont figurés par une chaîne de losanges.

A la base du pétiole le faisceau médian dorsal qui continuait inférieurement le faisceau médian de tronçon médian

continue sa différenciation dans le *B*, les deux faisceaux latéraux du tronçon médian se poursuivant inférieurement, soudés aux deux faisceaux latéraux internes (*li*) des tronçons latéraux et ils se continuent dans la caule le long du faisceau *B'* qui est toujours dédoublé. Les faisceaux *A* et *C* correspondent toujours à la différenciation basipète d'éléments se poursuivant en amont dans les deux faisceaux les plus importants des tronçons latéraux (schéma 5 II).

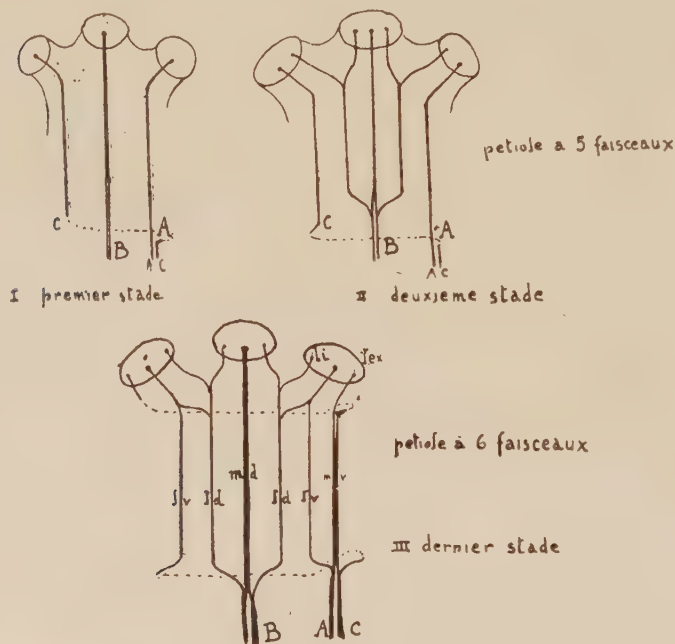


SCHÉMA 5.

Evolution de la vrille.

1^{er} stade : vrille à trois faisceaux pétioles.

2^e stade : vrille à 5 faisceaux pétioles, on observe le dédoublement du faisceau caulaire *B*.

3^e et dernier stade : vrille normale à 6 faisceaux pétioles par soudure des deux faisceaux ventraux.

Dans un stade postérieur encore la vrille parachève sa formation. C'est ainsi que les trois tronçons possèdent chacun trois faisceaux. Ceux-ci, dans une zone nodale qui correspondrait à la base du limbe d'une feuille normale, s'anastomosent et le pétiole a six faisceaux ; et sa symétrie est bilatérale

comme l'a observé LOTAR. Le faisceau médian se différencie dans le pétiole en formant le faisceau médian dorsal (m_d). Les faisceaux latéraux dorsaux du pétiole (l_d) continuent inférieurement une partie du faisceau médian du tronçon médian, les deux faisceaux latéraux du tronçon médian, les deux faisceaux internes des tronçons latéraux (l_i) et une partie des faisceaux médians (l_m) des tronçons latéraux.

Les deux faisceaux latéraux ventraux du pétiole (l_v) poursuivent inférieurement l'autre partie des faisceaux l_m des tronçons latéraux. Le faisceau médian ventral du pétiole (m_v) est formé par la différenciation basipète des deux latéraux externes (l_e) des tronçons latéraux (schéma 5 III) (Fig. 8).

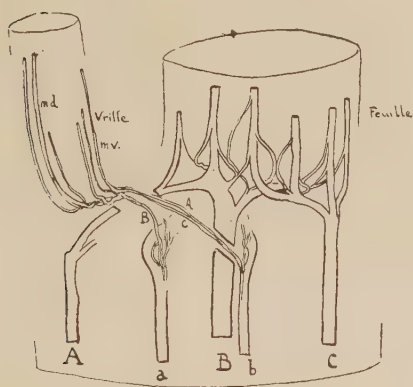


FIGURE 8. — Etude des faisceaux de la vrille, du bourgeon axillaire, de la feuille axillaire et de leur insertion sur la tige mère.

A la base du pétiole le faisceau B caulinaire continue inférieurement vers le a de la tige mère les faisceaux médian (m_d) et latéraux dorsaux (l_d) du pétiole et le faisceau caulinaire B paraît dédoublé, ses deux parties contenant la moitié des éléments différenciés à la suite du m_d et la totalité de l'un des l_d .

Les faisceaux A et C ont un trajet accolé mais non soudé, et ils continuent chacun inférieurement une moitié du faisceau médian

ventral et le faisceau latéral ventral voisin du pétiole.

La vrille est à ce stade normalement constituée et le nombre de faisceaux du pétiole reste de 6, disposés symétriquement par rapport à un plan. Nous notons toutefois que la coupe faite au sommet ou à la base du pétiole présente le faisceau médian ventral dédoublé ce qui donne un nombre impair : 7 faisceaux, comme paraît l'avoir observé VAN TIEGHEM et ce qui est conforme à une structure normale de pétiole.

Au total la vrille serait représentée par la partie appendiculaire de la première phylle formée sur l'aisselle foliaire et

sa nature répondrait à la définition qu'en donnent LESTIBOU-DOIS et VAN TIEGHEM de même que DUTAILLY, c'est-à-dire qu'elle correspond à la première feuille du bourgeon axillaire. La partie limbaire de la feuille n'est ici représentée que par ses trois nervures principales que nous avons décrites sous le nom de tronçons. Le premier entre-nœud du bourgeon latéral est formé à ce stade par les faisceaux caulaires *A*, *B* et *C*. La différenciation basipète de ces derniers se fait le long des faisceaux internes *a* et *b* de la tige mère, et si primitivement elle s'arrêtait au sommet de ces faisceaux marquant un temps d'arrêt après avoir atteint le système conducteur sous jacent, avec l'accroissement de la vrille et l'apparition d'éléments nouveaux dans cette dernière, la différenciation s'étend de plus en plus bas le long de ces faisceaux en un paquet : « un fascicule », distinct d'abord puis anastomosé avec le faisceau interne comme nous l'avons vu pour les faisceaux mixtes.

Si nous comparons les faisceaux *a* et *b* de la tige mère, nous voyons qu'ils correspondent par leur rôle aux faisceaux mixtes I et II de l'axe hypocotylé. La tige épicotylée poursuivait inférieurement la différenciation des systèmes conducteurs de ses phylles dans deux faisceaux de l'axe hypocotylé, tandis que la différenciation des systèmes conducteurs des phylles formant le bourgeon latéral se fait dans deux faisceaux de la tige mère. Nous apprendrons que plus tard avec l'âge, ces deux points de la tige mère et de l'axe hypocotylé seront débordés et qu'en ce qui concerne le bourgeon latéral les éléments différenciés à la suite de ses vaisseaux emprunteront même les faisceaux externes de la feuille axillante dans leur trajet descendant.

Il faut que la vrille soit normalement constituée pour qu'une nouvelle phylle ait ébauché sa différenciation ligneuse.

2. Les phylles postérieures du bourgeon axillaire.

Nous avons remarqué dans l'étude de la tige épicotylée un angle de divergence dont la valeur changeait avant d'avoir atteint, avec l'apparition de la 3^e phylle, 144° correspondant à la préfoliation 2/5 des Cucurbitacées. Il en est de même pour le bourgeon latéral. Ainsi le faisceau médian de la deuxième phylle fait avec le faisceau médian de la première

phylle, dont la partie appendiculaire représente la vrille, un angle de 171° .

Nous ne décrivons pas dans le détail, l'édification de la tige latérale afin de ne pas répéter de façon fastidieuse ce que nous avons déjà dit dans l'étude du bourgeon terminal et de la gemmule. Nous avons dressé d'après nos observations *le tableau schématique 4* montrant le parcours des faisceaux des cinq premières phylles et leur part dans l'édification du rameau axillaire. On voit que, comme pour la gemmule, c'est avec la différenciation de la deuxième phylle que les 5 faisceaux se constituent dans le deuxième entre-nœud et que ce n'est que lorsque la différenciation de la cinquième phylle s'est opérée que nous trouvons les deux cycles de faisceaux au complet dans le deuxième entre-nœud. D'autre part nous trouvons 13 faisceaux dans le premier entre-nœud par suite du dédoublement du a^1 et b^1 et du parcours indépendant constitué par la prolongation du C^2 dans l'entre-nœud 1, comme dans la gemmule. Enfin si nous comparons le schéma 4 du bourgeon latéral et le schéma 1 de la tige épicotylée normale, ils sont superposables et ne diffèrent que par le fait que les faisceaux mixtes de l'axe hypocotylés sont remplacés par deux faisceaux du cycle interne de l'entre-nœud inférieur de la tige mère à l'aisselle de laquelle se développe le bourgeon.

Interprétation synthétique des observations sur la formation du bourgeon axillaire.

1° *Le bourgeon latéral ou axillaire se forme comme la tige épicotylée par apparition des phylles* de phyllorhizes successives, dont l'angle de divergence subit des variations jusqu'à la formation de la phylle 3. Le rameau axillaire est le résultat de la coalescence des caules des phylles successives.

2° *La première phylle formée constitue, par sa partie appendiculaire, la vrille* et celle-ci se différencie presque entièrement avant que la deuxième phylle normale ait ébauché sa formation. Avec l'apparition de la deuxième phylle l'accélération est telle qu'avant qu'une phylle ait terminé sa formation une autre a déjà ébauché la sienne, et à un rythme de plus en plus rapide à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité du bourgeon.

3° *La nature de la vrille* paraît correspondre dans la généralité des cas, à celle d'une feuille transformée, et cette feuille n'est autre que la première du bourgeon latéral. Son étude anatomique que nous comparons avec celle des feuilles normales paraît confirmer cette hypothèse. Nous croyons d'autre part pouvoir y ajouter une autre preuve : dans le genre *Ecbalium* qui ne possède pas de vrille, la première feuille du bourgeon axillaire se différencie à la base du rameau végétatif comme la vrille bien avant que le rameau se soit normalement développé, de sorte qu'il s'agirait pour la vrille de la simple transformation d'une feuille normale.

Certains auteurs, dont BEILLE, du fait de la présence accidentelle de bourgeons sur la vrille attribuent à cette dernière une nature complexe. Nous n'avons jamais, pour notre part, rencontré des vrilles avec des bourgeons dans *Cucurbita pepo*. En vérité il reste à prouver que la présence de ces bourgeons suffit à impliquer une nature complexe à la vrille. Beaucoup de feuilles, en effet, comme le *Begonia Rex* peuvent donner des bourgeons et DUBROWITZKAIA [87] n'y a vu qu'une structure de feuille. Ce qui est normal dans le *Begonia rex* pourrait être accidentel dans la vrille.

Pour supposer que la vrille ait une nature complexe nous ne pouvons envisager qu'une hypothèse : celle de la condescence des « fascicules » latéraux des faisceaux a^1 et b^1 du bourgeon avec les faisceaux de la vrille, ce qui pourrait se résumer par condescence de la première feuille du bourgeon latéral dont la structure n'est pas normale, avec le bourgeon axillaire formé à l'aisselle de cette feuille (voir gros pointillé en losange sur le schéma 4). Mais ce fait est peu probable car ce bourgeon axillaire de deuxième ordre ne peut se former qu'avec l'apparition de la quatrième phylle supérieure par rapport à celle qui a donné la vrille, et l'on sait que celle-ci atteint presque son complet développement avant la formation même de la deuxième phylle.

4° *La différenciation du système conducteur des phylles formant le bourgeon axillaire se fait en deux temps : en aval d'abord puis en amont.* La différenciation basipète atteint dans un premier temps le système conducteur sous jacent : celui de la tige mère par des vaisseaux courts comme l'a vu CHAUVEAUD [51, p. 125]. Avec le temps le long des faisceaux

a et *b* de la tige mère les vaisseaux différenciés à partir d'éléments situés dans les phylles du bourgeon se lignifient plus bas formant le long des faisceaux *a* et *b* un « fascicule » séparé. Les faisceaux *a* et *b* sont donc devenus mixtes pour une double raison, mais entre les « fascicules » et les faisceaux primitifs les vaisseaux peuvent s'anastomoser pourvu qu'ils se soient différenciés dans le même temps, quelle que soit la hiérachisation dans l'espace du segment du végétal à la suite duquel ils paraissent différenciés.

5° Dans l'édification du rameau latéral *les faisceaux internes a et b de la tige mère jouent le même rôle que les faisceaux mixtes I et II de l'axe hypocotylé* dans l'édification de la tige épicotylée. Mais nous verrons plus tard, dans l'un et l'autre cas que ces deux points seront débordés.

CHAPITRE IV

ETUDE DE LA TIGE ADULTE.

Nos observations sur la formation de la tige épicotylée, du bourgeon terminal et du rameau axillaire nous ont permis d'étudier les premiers stades de la formation de la tige. Celle-ci, avec le temps, croît en longueur et en épaisseur et c'est donc un stade plus âgé de la formation de la tige que nous fournit l'étude de la tige adulte.

Définition. — Nous entendrons par tige adulte, une tige, ou plus exactement un fragment de celle-ci assez éloigné, par exemple de 20 entre-nœuds, du bourgeon terminal et présentant en coupe transversale la structure dite normale. Elle est à ce stade formée de nombreux entre-nœuds plus ou moins allongés dont le diamètre moyen varie de 0,5 à 1 cm. A l'aiselle de ses feuilles les bourgeons latéraux assez courts peuvent avec la vrille s'être différenciés, mais relativement peu par rapport à la tige. Enfin et surtout le complexe axillaire ne présente pas encore les fleurs ou inflorescences.

Avant d'entreprendre l'étude particulièrement intéressante de cette tige et son rapport avec la formation et le développement des phylles, nous donnerons le résultat de quelques observations d'ordre morphologique et d'anatomie générale.

Morphologie.

Les nœuds de la tige de *Cucurbita pepo* sont renflés et irrégulièrement pentagonaux, à angles arrondis. L'entre-nœud présente 5 côtes saillantes donnant à cette tige son contour pentagonal, les côtes étant séparées par des vallées ou vallécules de profondeur variable. Alors que les côtes sont en général peu velues, les vallécules sont recouvertes de poils glan-

duleux pluricellulaires capités peu nombreux et de poils tecteurs pluricellulaires également, unisériés à base massive.

Les cellules épidermiques étroites et très allongées suivant l'axe de la tige laissent par endroits apercevoir l'ostiole d'un stomate.

Anatomie générale.

En coupe transversale on observe un cylindre central très développé, séparé d'une écorce réduite par un anneau scléreux appelé pericycle par les auteurs et qui épouse le contour pentagonal de la tige.

L'épiderme est formé de cellules tabulaires allongées à cuticule moyennement épaissie ; il porte les poils décrits précédemment, mais révèle dans l'appareil stomatique des caractères méritant d'être signalés. Ces stomates ont été décrits par YASUDA [204, p. 6] « plans et parfois surélevés et paraissant supportés par un poil court et épais ». SOLEREDER [176, p. 159] les a vus exhaussés par des saillies épidermiques en forme de socle au-dessus du niveau cuticulaire. Pour nous, l'appareil stomatique de l'entre-nœud adulte s'est montré situé au niveau des cellules épidermiques, alors qu'il semble surélevé sur les très jeunes tiges. ZIMMERMANN [205, p. 3-4] paraît avoir été du même avis, car il a donné les explications des observations de YASUDA et SOLEREDER.

Sur les très jeunes organes les stomates sont tous surélevés et situés principalement sur les angles de la tige ; avec les progrès de la différenciation de l'organe, de nouveaux stomates se forment dans les gouttières ; ils sont alors de moins en moins surélevés et enfin plans. Remarquons la coexistence des stomates surélevés et de l'abondante pilosité sur la jeune tige ; par suite de l'accroissement en diamètre au cours du vieillissement de la tige, les poils deviennent distants les uns des autres et suffisamment éloignés des nouveaux stomates formés dans les vallées (fig. 9).

L'explication physiologique du phénomène a été donnée par ZIMMERMANN [*loc. cit.*, p. 5] : les stomates ayant à satisfaire à une abondante transpiration doivent être surélevés au-dessus du revêtement pileux, ce qui n'est plus nécessaire lorsque les poils enfin espacés n'offrent plus leur barrage à la transpiration.

Il nous a été permis de plus d'observer que sur les très jeunes feuilles la surélévation des stomates est secondaire, ceux-ci étant primitivement plans et leur soulèvement se produisant en second lieu (alors que les poils se différencient), avec le concours des cellules annexes et voisines qui leur forment un socle.

Le suber, qui d'après ZIMMERMANN est normal chez les Cucurbitacées vivaces, n'existe qu'à l'état de liège cicatriciel chez *Cucurbita pepo*. Les blessures étant fréquentes sur les tiges qui rampent, on trouve aux angles de celles-ci de larges plaques subéreuses.

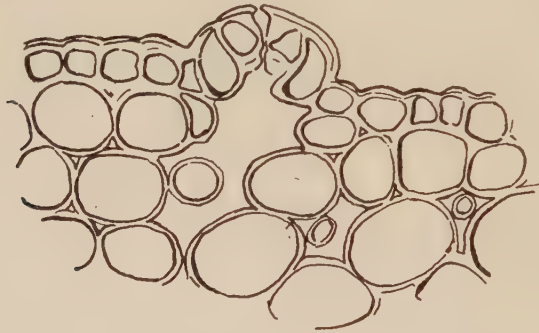


FIG. 9. — Stomate surélevé dans une jeune tige.

La région corticale des tiges adultes est réduite à 5 à 7 assises de cellules formant un conjonctif peu lacuneux. Chez les jeunes tiges ce tissu gorgé de chlorophylle forme un cylindre compact autour du péricycle. Avec l'âge les chloroleucytes disparaissent, principalement à la périphérie où un collenchyme angulaire forme un manchon dans l'écorce, surtout aux angles de celle-ci.

VAN TIEGHEM y décrit un endoderme ne présentant pas les épaississements spécifiques qui le caractérisent si bien chez les Cryptogames vasculaires [190]. On identifie en fait, dans la jeune tige, une assise amylogène par l'eau iodée, mais chez les tiges adultes cette réaction n'est plus possible car l'amidon a disparu. On sait d'ailleurs que les notions d'endoderme et de péricycle n'ont pas dans la tige une définition histogénique rigoureuse comme dans la racine.

La différenciation entre l'écorce terminée par l'endoderme et le cylindre central débutant par le péricycle, définie pour

la première fois par VAN TIEGHEM [188] en 1872, présente chez les Cucurbitacées des caractères d'une netteté très discutable. La première assise du cylindre central a été décrite pour la première fois, dans les Cucurbitacées, par VAN TIEGHEM [187] qui y distingua deux zones : 1° Une couche fibreuse externe ; 2° Une couche parenchymateuse qui sépare la première des faisceaux libéro-ligneux.

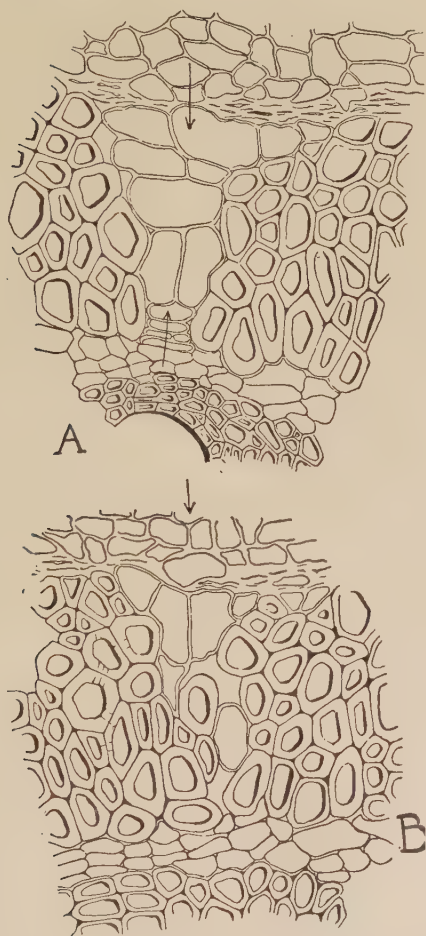


FIG. 10. — Eclatement de « l'anneau péricyclique ».

A. Les cellules qui comblent la brèche viennent de la périphérie et du cylindre central.

B. Les cellules qui comblent la brèche viennent surtout de la périphérie.

MOROT [153] dira plus tard (p. 254) de ce péricycle qu'il est hétérogène avec fibres, car il a trouvé adjoints aux cellules péricycliques des éléments scléreux de soutien.

L'anneau péricyclique sclérifie ses éléments tandis que la tige finit son accroissement en longueur. Au début de l'accroissement en largeur de l'entre-nœud c'est un anneau fermé qui, dans nos squelettes, forme une gaine ouverte seulement en face des productions axillaires (feuille, vrille, bourgeon et fleurs).

Cette gaine forme un cylindre continu de cellules scléreuses dans l'impossibilité de s'accroître parallèlement aux cellules parenchymateuses du conjonctif médullaire et cortical. SCHENCK [172] et SCHELEMBERG [173]). Sous l'effort de la poussée due à l'augmentation de volume du cylindre central

l'anneau scléreux se fend en plusieurs endroits ; sur les coupes, chacune de ces fentes se présente comme une sorte de lacune entre les bords brisés de l'anneau scléreux d'une part, et le péricycle mou et l'assise interne de l'écorce d'autre part. ZIMMERMANN qui a vu cette lacune indique qu'elle se trouvera comblée par des cellules scléreuses de remplacement provenant non pas de la division des cellules de l'anneau scléreux, mais par glissement dans la fente du parenchyme se trouvant intérieurement par rapport au cylindre péricyclique.

Nous avons maintes fois observé que le glissement obturateur vient tantôt des cellules corticales, tantôt des cellules péricycliques internes, tantôt des deux côtés à la fois. Tous les tissus vivants sans distinction d'origine concourent à la réparation de la brèche, ainsi qu'on peut le voir sur nos figures, (fig. 10 A et B).

Cette observation nous paraît intéressante :

1° parce qu'elle bat en brèche la théorie de l'individualité essentielle des cellules du cylindre central et de celles de l'écorce, qui dans le cas présent peuvent suppléer l'une à l'autre et même collaborer à former le même tissu.

2° parce que, avant de donner, par division secondaire, des cellules scléreuses, nous avons vu la hernie parenchymateuse former dans la cicatrice des cordons de phloème caractéristiques avec tubes criblés et cellules annexes, qui se prolongent dans l'écorce où les auteurs les ont déjà signalés. Appuyons ici sur ce fait que *Cucurbita pepo*, dans la tige adulte de laquelle la présence de l'endoderme n'est pas démontable, présente au surplus un anneau péricyclique englobant de nombreuses cellules d'origine corticale.

Le problème est encore plus complexe si, abandonnant *Cucurbita pepo*, nous étudions *Lagenaria*. Dans les très jeunes germinations de *Lagenaria Vulg.*, on voit l'anneau scléreux se développer selon un arc de cercle centré sur l'axe de la tige et passant par le milieu d'un cordon de cellules embryonnaires localisées sur le bord externe du faisceau procambial ; ce cordon, que son origine procambiale nous oblige à considérer comme d'origine péricyclique, donne en dedans et en dehors de l'anneau scléreux du tissu parenchymateux que nous devons considérer aussi comme péricyclique. Si donc nous considérons les brèches de l'anneau péricycliques de *Lagenaria*, nous serons obligés de convenir que, de quelque côté que

vienne le tissu réparateur, il appartient à ce même péricycle. Or ni nous-même, ni les auteurs qui nous ont précédé n'avons jamais constaté la formation de péricycle mou extérieur au cercle scléreux. Nous avons, d'autre part, chez les jeunes tiges, pu constater la présence de l'assise amylogène en contact immédiat de l'anneau scléreux ; nos remarques sur l'origine mixte de cet anneau adulte conservent donc toute leur valeur.

A l'intérieur du péricycle mou se trouve la moelle parcourue par les faisceaux libéro-ligneux. Cette moelle, chez les 4 ou 5 entre-nœuds voisins du bourgeon terminal, forme un tissu compact sans méats ni lacunes. Dans les entre-nœuds inférieurs le centre de la tige est occupé par un méat provenant de la déchirure graduelle du conjonctif médullaire. Primitivement cylindrique la lacune prend avec le temps une section pentagonale ; elle paraît en rapport avec un accroissement par division surtout radiale de l'assise secondaire encore exagérée par l'énorme calibre des vaisseaux de bois produit ; actions dont les effets ne se trouvent pas compensés par un accroissement correspondant à des divisions tangentielles et qui entraînent un déséquilibre entre les cellules de la moelle qui séparent de plus en plus leurs parois.

I. — ÉTUDE DU SYSTÈME CONDUCTEUR VASCULAIRE DE LA TIGE ADULTE.

1. Le faisceau de *Cucurbita pepo*.

A l'intérieur de la gaine péricyclique les faisceaux bicollatéraux au nombre de 10, en deux cercles de 5, présentent entre eux quelques différences au point de vue de leur volume réciproque, mais leur architecture paraît dériver d'un type unique.

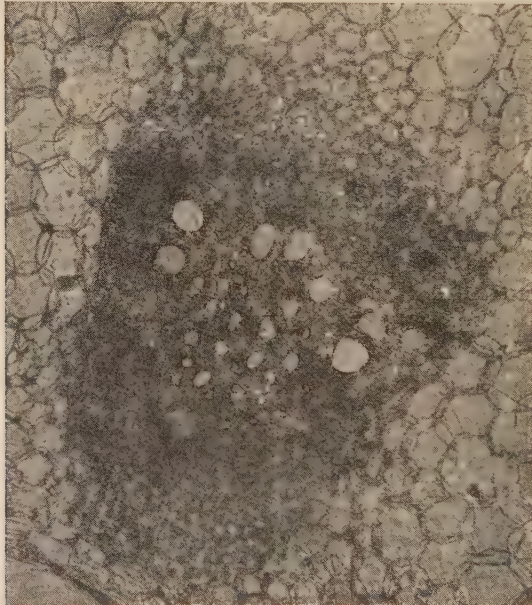
Entre les deux groupes de phloème le bois se présente sous la forme d'un triangle plus ou moins aplati à grande base périphérique et à sommet dirigé vers le centre contre le liber interne. La pointe de ce sommet est occupée par une ou plusieurs trachées anciennes, mais dont nous savons qu'elles ne peuvent représenter le protoxylème centrifuge disparu par suite de l'étirement. *La présence précoce de la structure secondaire nous permet même de douter qu'ils puissent représenter seulement des anciens vaisseaux primaires ;* car nous

avons pu constater que, dès qu'un faisceau était constitué par plus de quatre éléments, les cloisonnements secondaires paraissaient.

BERTRAND (C. E.), ne considérant qu'une seule trachée formant le centre de différenciation du faisceau, rangeait celui des Cucurbitacées dans le groupe des faisceaux monocentres [6]. C'est également l'opinion de LOTAR [141]; mais cet auteur a constaté des trachées spiralées qui semblent à l'intérieur d'un même faisceau être chefs de deux à trois files de vaisseaux, de sorte que le faisceau n'est qu'apparemment un ensemble homogène et nous avons eu maintes fois l'occasion de douter de l'unité du faisceau [160].

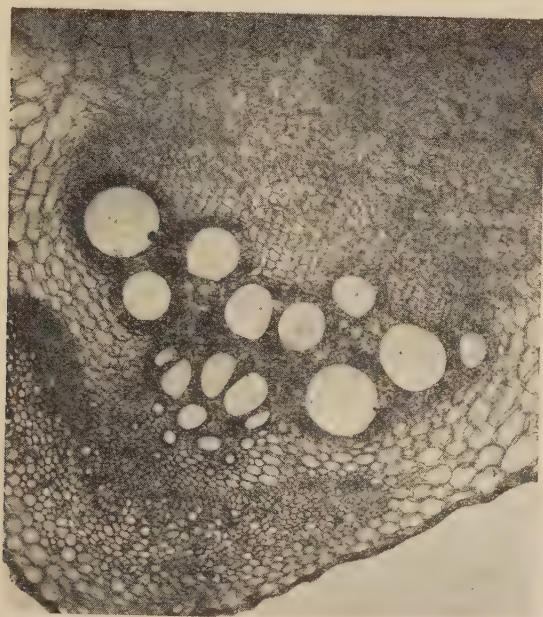
2. Structure comparée des faisceaux.

Dans la zone moyenne des entre-nœuds où la structure est dite normale, on peut voir que la dimension relative des faisceaux ne varie pas seulement entre faisceaux des deux cercles, mais encore dans un même cycle.



MICROPHOTOGRAPHIE 2. — Microphotographie d'un faisceau externe : le faisceau caulaire B caractérisé par de nombreuses trachées de petit diamètre.

On remarque à prime abord que les faisceaux internes sont plus développés que les externes et que ces derniers présentent moins de vaisseaux de gros diamètre, mais plus de trachées de petit diamètre (photo 2-3). Ce fait n'était pas constatable dans l'étude des jeunes tiges, mais il ne doit pas nous étonner, car les faisceaux internes purement intercaulaires semblaient, du fait que tous les éléments dans leur différenciation basipète empruntaient plus ou moins tôt un trajet interne, devoir collecter les vaisseaux différenciés à la suite de nombreuses phylles formées postérieurement.

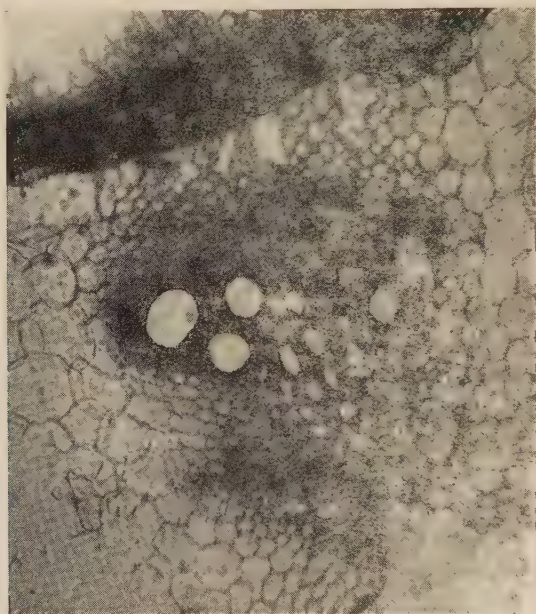


MICROPHOTOGRAPHIE 3. — Microphotographie d'un faisceau interne : le faisceau intercaulaire *c*, caractérisé par des vaisseaux de fort diamètre.

Mais dans ce même cycle les faisceaux *a* et *b* sont plus développés avec de nombreuses trachées de fort diamètre, puis le *c* le *e* et enfin le *d*, mais la taille de ces trois derniers est essentiellement variable (fig. 11).

Dans le cercle externe le faisceau *B* semble le plus développé, riche en vaisseaux de petit calibre ; il est au contraire pauvre en trachées de grand diamètre (micro-photo 2). Le fais-

ceau *A* est d'une taille à peu près identique, mais son architecture présente sur le côté proche de la vrille du bois de fort calibre et des vaisseaux à lumière plus étroite du côté opposé, ce qui déséquilibre la symétrie du faisceau (micro-photo 4). Le faisceau *C* vient ensuite et il est constitué comme le *B* surtout de petits vaisseaux. Les autres faisceaux *D* et *E* sont plus petits et le calibre de leurs éléments plus large. Ces observations sont suggestives, mais nous n'en donnerons l'explication qu'après l'étude « in situ » du système vasculaire de la tige adulte.



MICROPHOTOGRAPHIE 4. — Coupe dans le faisceau mixte *A*, la partie intercaulaire (à gauche) est formée de grosses trachées, la partie caulinaire de vaisseaux de petit diamètre.

Il est pourtant à remarquer que tous les faisceaux intercaulaires, c'est-à-dire les faisceaux internes d'une part puis les faisceaux *D*, *E*, dans le cercle externe, présentent du xylème de grand diamètre, que l'on retrouve dans la partie du faisceau *A* qui constituait également un faisceau intercaulaire. Les grosses trachées sembleraient de ce fait constituer en propre des éléments intercaulaires alors que les vaisseaux

de faible diamètre, du fait qu'ils sont surtout présents et abondants dans les faisceaux ou parties de faisceaux caulaires, constitueraient des éléments surtout caulaires.

II. — LA PARTICIPATION DES PHYLLES DANS L'ÉDIFICATION DU SYSTÈME CONDUCTEUR DE LA TIGE ADULTE.

Jusqu'ici nous avons étudié le parcours des vaisseaux depuis le point où apparaît leur différenciation, jusqu'au point où nous cessons de les reconnaître dans ce qui est devenu un paquet plus ou moins complexe de vaisseaux auquel on donne le nom de faisceau.

Nous avons ainsi constaté que les premiers éléments différenciés constituant le protoxylème centrifuge se poursuivent indépendamment ou accolés à d'autres formations pendant environ quatre entre-nœuds, puis viennent s'aboucher latéralement contre un vaisseau de même âge du faisceau aval. L'anastomose entre ces deux vaisseaux n'est d'ailleurs pas obligatoire mais si on la constate elle n'est possible qu'entre deux trachées différenciées dans le même temps. De sorte que le protoxylème centrifuge d'une région internodale amont prend rang dans les vaisseaux superposés primaires d'abord, puis au milieu de trachées secondaires.

Ce cheminement des vaisseaux, qui dans les premiers termes s'impose à l'observation directe par notre technique, devient de plus en plus difficile à suivre lorsque le nombre des vaisseaux s'accroît. Car sur des tiges de fort diamètre l'accumulation des plans successifs nécessite, pour un même faisceau, de nombreux dessins. C'est pourquoi nous avons combiné l'étude par transparence avec la vérification par coupes, utilisant aussi la méthode des squelettes injectés.

Pour la commodité de l'exposé nous diviserons notre travail sur la tige adulte en autant de parties que de techniques employées, pour donner à la fin un résultat synthétique de nos observations figuré sur un schéma.

A. Sur matériel frais, injections du système conducteur des phylles au moyen de colorants solubles.

La première indication que nous ayons eue sur la valeur topographique des faisceaux dans la tige et leur rapport avec le système conducteur des différentes phylles, nous a été donnée par la méthode des coupes après injection sur matériel frais. Ces expériences nous ont montré que, dans l'ensemble, dans la partie d'une tige comprenant des entre-nœuds séparés du bourgeon terminal par une vingtaine de feuilles, la topographie des faisceaux n'est pas essentiellement différente de celle que nous avons étudiée dans la jeune tige sur le bourgeon terminal. Puis, au fur et à mesure que l'on descend plus bas le long d'une tige, la structure se complique par la présence de nouvelles anastomoses transversales.

Nos injections ont porté sur des fragments de tige comprenant de une à quatre feuilles.

a) Injection d'une seule phylle.

Un fragment de tige comprenant un seul nœud à l'aisselle duquel se détache la feuille est injecté par le pétiole (coupé) par une solution de bleu de méthylène, tandis que l'entre-nœud amont de la tige plonge dans une solution de safranine. L'aspiration au moyen de la trompe à vide est faite par l'entre-nœud aval, jusqu'à ce que les colorants aient apparu dans le regard en verre qui raccorde le fragment au tube de la pompe. Sur les coupes en séries rapidement montées à la gélatine glycérinée le xylème des 10 faisceaux de la tige aval est coloré. Les cinq faisceaux internes, les faisceaux *D* et *E* du cycle externe sont colorés en entier en rouge. Des trois autres faisceaux qui représentent les faisceaux caulaires de la phylle injectée de bleu, le *A* mixte, est teinté de bleu et de rouge. On retrouve en effet la safranine dans la lumière des vaisseaux qui occupent le tiers du faisceau qui regarde le faisceau *E* (fig. 11) et il y a lieu de remarquer que cette partie intercaulaire, puisqu'elle ne prolonge pas des éléments appendiculaires de la phylle injectée de bleu, est constituée par les plus gros éléments du faisceau *A*,

Les éléments caulaires du faisceau A et la totalité des vaisseaux des faisceaux caulaires B et C sont de diamètre plus petit, tandis que leur nombre est plus grand.

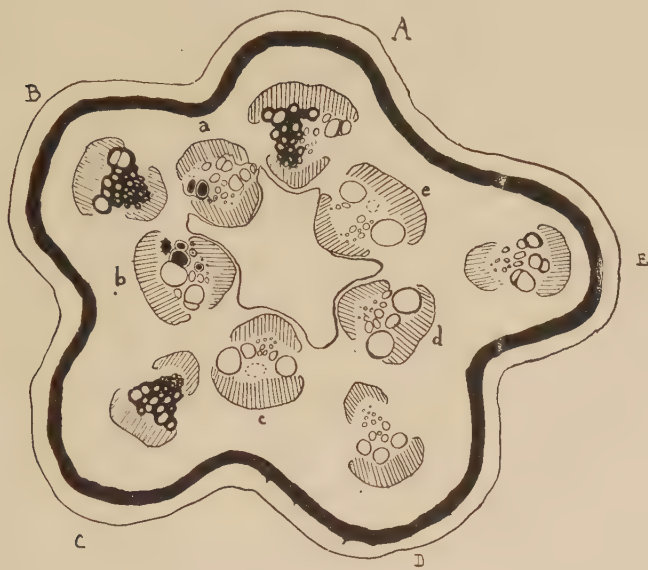


FIG. 11. — Injection des faisceaux caulaires A, B, C des éléments du rameau dans les faisceaux internes a et b.

Les résultats de cette expérience sont en parfait accord avec les résultats de notre étude sur la jeune tige.

b) Injection de deux phylles consécutives.

Nous avons fait une deuxième application de la technique sur un fragment comprenant trois entre-nœuds et les deux nœuds qui les séparent. La section de l'entre-nœud supérieur est plongée dans une solution de safranine, le pétiole de la feuille supérieure dans une solution de chrisoïdine, celui de la feuille inférieure dans le bleu de méthylène aluné. La coupe dans l'entre-nœud inférieur présente 5 faisceaux internes colorés en rouge. Mais il est possible d'observer un mélange des couleurs rouge et jaune dans un élément des faisceaux a, c, d et e.

Dans le cercle externe, les faisceaux caulaires B et C sont

entièrement colorés en bleu, le faisceau mixte est bleu dans la partie caulaire de ses éléments reconnaissables par leur faible calibre, tandis que la partie intercaulaire est teintée de jaune, de même que le faisceau externe *E* et une partie, la plus grande, du faisceau *D*. Les éléments différenciés à la suite de vaisseaux situés dans la partie appendiculaire de la phylle supérieure injectée de jaune parcourent un trajet externe dans une partie du faisceau *A* de l'entre-nœud 2 aval, dans la totalité du faisceau *E* et dans une partie du faisceau *D*, ce qui est conforme à nos observations du bourgeon terminal. Mais de plus la présence de la couleur jaune dans certains faisceaux internes de ce même entre-nœud, nous laisse supposer un trajet nouveau dans la différenciation basipète de certains éléments récents de la phylle supérieure.

Ces résultats se sont trouvés confirmés par de nombreuses expériences de contrôle, par l'injection de fragments identiques où ne variaient que la distribution des couleurs, soit par l'injection de fragments comprenant 3 à 4 feuilles, par l'examen de l'entre-nœud 2.

c) Injection de quatre phylles consécutives.

Après de nombreux échecs nous avons pu arriver à obtenir la coloration d'un fragment de tige constitué par 5 entre-nœuds et quatre nœuds. Le choix et la distribution des couleurs est en effet, d'une grande importance. D'autre part les colorants sont lents à apparaître dans le tube de verre, et leur mélange permet difficilement d'apprécier la fin de la coloration. Nous avons pu tourner cette difficulté en injectant séparément chaque couleur, commençant sur certaines préparations par les phylles amont, puis injectant les phylles aval, et sur d'autres opérant en sens inverse. Nous injectons d'autre part la tige amont en premier ou en dernier lieu, dans chaque cas. Les meilleurs résultats nous ont été donnés en injectant de bas en haut les phylles, par leur pétiole d'abord, puis l'entre-nœud amont, ce dernier coloré en rouge par la safranine ou la fuschine base. La phylle 1 est colorée par du violet de gentiane ou du vert d'iode, la phylle 2 par du jaune de chrysoidine, tandis que les phylles 3 et 4 sont respectivement injectées de bleu de méthylène et de vésuvine.

1) *La coupe de l'entre-nœud 1* (fig. 12) montre les faisceaux internes, les faisceaux externes *D*, *E* et la partie intercaulaire du faisceau *A* colorés en rouge, tandis que les faisceaux caulaires de la phylle 1 sont seuls dans leurs éléments teintés



FIG. 12. — Entre-nœud I du fragment à quatre phylles injectées ; seuls les éléments caulaires sont colorés.

de violet. Il est à remarquer que les faisceaux intercaulaires ont des éléments de grand diamètre et que parmi eux ce sont les faisceaux du cycle interne qui possèdent les plus gros.

2) *La coupe de l'entre-nœud 2* (fig. 13) présente les deux faisceaux caulaires *B* et *C* entièrement teintés de jaune, de même que la partie caulaire du faisceau *A*. Les faisceaux intercaulaires de la phylle 1 se différenciant dans l'autre partie du faisceau *A*, dans la totalité du faisceau *E* et dans une partie du faisceau *D* voisine du *E*. Mais d'autre part on remarque ici que dans le cycle interne la couleur violette se retrouve dans un élément de la partie gauche du *d* et dans un élément dans la partie droite du *c*, dans un élément de faible diamètre de la partie droite du *e* et cette couleur est mélangée dans un élément anastomosé à deux vaisseaux franchement rouges du

a. Les autres trachées des faisceaux internes et du faisceau externe *D* qui est mixte comme le *A*¹ qu'il prolonge, sont injectés de safranine.

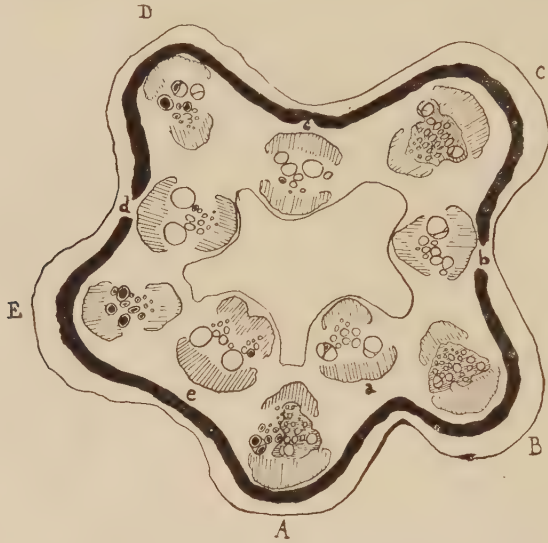


FIG. 13. — Coupe du deuxième entre-nœud après injection des quatre phylles. Les éléments intercaulaires de la phylle 1 se retrouvent dans les faisceaux externes *D*, *E*, *A* et les faisceaux internes *a*, *e*, *d*, et *c*. Les éléments caulaires de la phylle 2 sont situés dans les faisceaux *A*, *B*, *C*.

3) A l'entre-nœud 3 (fig. 14) la couleur violette des faisceaux différenciés depuis la phylle 1 a disparu en partie du cercle externe. Les faisceaux intercaulaires de la phylle 1 continuent leur différenciation, en effet, dans la plus petite partie du faisceau *D* et dans celui-ci une grosse trachée, mixte par le fait, est teintée en violet qui diffuse et en jaune. Les autres éléments intercaulaires de la phylle 1 se différencient dans les faisceaux internes *c*, *b*, *a* par des vaisseaux franchement colorés en violet et ceci est un trajet de différenciation normal que nous a révélé l'étude du bourgeon terminal. Mais de plus dans le faisceau *d* une trachée colorée en violet et rouge nous montre une topographie nouvelle que nous expliquerons l'étude par transparence.

Les faisceaux intercaulaires de la phylle 2 se retrouvent dans le faisceau mixte *A*, le faisceau mixte *D* et la totalité

du faisceau *E* et dans le cycle interne par la coloration diffuse d'un élément du *d* et du *e*.

Les éléments caulaires de la phylle 3 colorés en bleu constituent toujours la plus grande partie du *A* et les faisceaux entiers *B* et *C*.

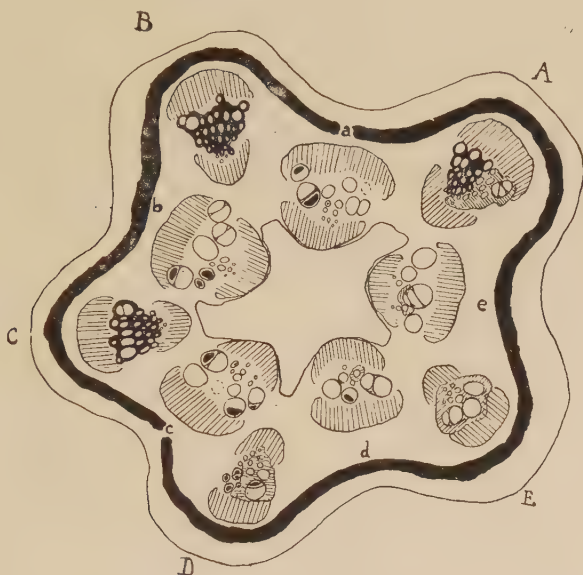


FIG. 14. — Coupe du troisième entre-nœud après injection des quatre phylles. Les éléments intercaulaires de la phylle 1 se retrouvent dans les faisceaux *D*, *a*, *b*, *c*, *d*, on y observe d'ailleurs des mélanges de couleur figurés en pointillé. Les éléments de la phylle 2 se retrouvent dans les faisceaux *D*, *E*, *A* et *d*, *e*, tandis que les éléments caulaires de la phylle 3 sont situés dans les faisceaux *A*, *B*, *C*.

4° A l'entre-nœud 4 (fig. 15) la safranine qui nous avait servi à injecter la tige dans l'entre-nœud amont se retrouve dans de nombreux éléments des faisceaux internes, mais très souvent elle s'est mêlée à d'autres colorants des phylles 1, 2 et 3; ce qui prouve de nombreuses anastomoses de vaisseaux différenciés à la suite d'éléments situés dans des phylles différentes.

Les éléments intercaulaires différenciés à la suite des faisceaux caulaires de la phylle 1 ne se retrouvent plus franchement que dans les faisceaux *a* et *e*, la couleur à peine perceptible ne l'est plus du tout dans le faisceau *d* dont seuls deux gros éléments sont nettement teintés de rouge.

Les éléments intercaulaires de la phylle 2 sont différenciés le long du *D* et dans le cercle interne le long des faisceaux *a*, *b*, *c* et, semble-t-il, dans une trachée du *d* mais la couleur jaune de la phylle 2 est partout mêlée au rouge, attestant ainsi de nombreuses anastomoses de vaisseaux.



FIG. 15. — Coupe du quatrième entre-nœud après injection des quatre phylles. On retrouve les éléments intercaulaires de la phylle 1 dans des vaisseaux mixtes de *a* et *e*, les éléments intercaulaires de la phylle 2 dans les faisceaux *D*, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, tandis que les éléments intercaulaires de la phylle 3 se retrouvent dans les faisceaux *D*, *E* et *A*.

Les éléments intercaulaires de la phylle 3 teintés de bleu se retrouvent dans une partie des faisceaux *D* et *A* dans la totalité du *E* et dans deux éléments en train de s'anastomoser dans le faisceau interne *e*. Quant aux faisceaux caulaires de la phylle 4 ils conservent le trajet normal que nous avons décrit pour tous les faisceaux caulaires, et la couleur brune de la vésuvine se retrouve dans les faisceaux *B* et *C* et la plus importante partie du faisceau mixte *A* (fig. 15).

d) Injection d'une phylle et du bourgeon latéral.

D'autres injections de rameaux axillaires et de vrilles nous ont permis de suivre le trajet des faisceaux dans leur différenciation le long du système vasculaire de la tige mère (fig. 11). La tige amont étant injectée en rouge, la feuille en bleu et le rameau en jaune, nous retrouvons la couleur jaune dans les deux plus gros faisceaux du cycle interne qui sont d'autre part ceux possédant dans ce même cercle le plus grand nombre d'éléments de petit diamètre. Ce sont les faisceaux *a* et *b*, les éléments colorés en jaune sont d'ailleurs assez rares par rapport à l'ensemble des vaisseaux et ils se trouvent situés symétriquement dans ces faisceaux sur des parties voisines.

Au total ces indications obtenues par un procédé indirect pour le parcours des faisceaux et la participation des systèmes conducteurs des différentes phylles dans l'édification de l'appareil vasculaire de la tige, ont confirmé les notions que nous avions déjà par l'étude du bourgeon terminal. De plus la présence précoce dans le cercle interne de faisceaux ou éléments de faisceaux différenciés à la base de la 2^e phylle au-dessus, nous laisse soupçonner dans la région nodale de nouvelles anastomoses transversales sur la nature desquelles les coupes en séries, même après injection, ne peuvent donner le matériel de choix pour l'examen analytique.

Ces coupes nous ont montré que, dans leur différenciation basipète, les éléments étaient de diamètre croissant et que ces nouveaux vaisseaux étaient mixtes puisque après quatre phylles injectées seulement la couleur rouge de la tige amont se retrouvait très rarement seule dans la lumière d'une trachée.

Il nous reste donc à faire l'étude *in situ* de ce système conducteur soit par transparence, soit à l'aide de squelettes injectés et vérifiés par des coupes en séries.

B. Etude topographique des faisceaux par transparence (*in situ*).

ZIMMERMANN (loc. cit.), dans son travail sur les Cucurbitacées, a donné des diagrammes indiquant la marche des faisceaux dans la tige de nombreuses espèces. Mais cet auteur, comme tous ceux qui se sont occupés de semblables diagram-

mes; nous montre des faisceaux se ramifiant selon des modes divers pour se regrouper en d'autres faisceaux dont certains ont un trajet externe et d'autres situés dans le cycle interne. La zone nodale de la tige ainsi représentée n'est figurée que par un trait d'union entre les faisceaux, sans qu'il soit possible de distinguer dans ces trajets horizontaux la direction, les rapports et même la nature des éléments qui les constituent.

Pour tous ces auteurs c'est la zone internodale qui a présenté un intérêt. Ce sera pour nous le nœud, où ne sont pas encore organisés les éléments en faisceaux, qui nous révélera les rapports des systèmes conducteurs de la tige et des phylles. Nous savons en effet déjà que certaines anastomoses transversales représentent tout simplement le trajet de la différenciation d'éléments intercaulaires se poursuivant du cercle externe au cercle interne de l'entre-nœud inférieur. C'est ainsi qu'ont paru d'abord ces trajets plus ou moins obliques reliant le A^2 au c^5 , le E^2 au b^3 , le D^2 au a^3 (schéma 3, bourgeon terminal). Au fur et à mesure que de nouvelles phylles participent à la constitution de la tige, les nœuds de celle-ci sont occupés par de nouvelles anastomoses transversales que nous savons formées par des séries de trachéides et que nous avons appelées plexus intercaulaires. Nous avons émis sur leur rôle de simples hypothèses, admettant que ce sont de simples traits d'union assurant la conduction de faisceau à faisceau par des trachéides (c'est-à-dire des éléments qui, du fait qu'ils sont situés dans le nœud, sont courts et à spirale dense), ou bien envisageant que ce sont de véritables systèmes nodaux.

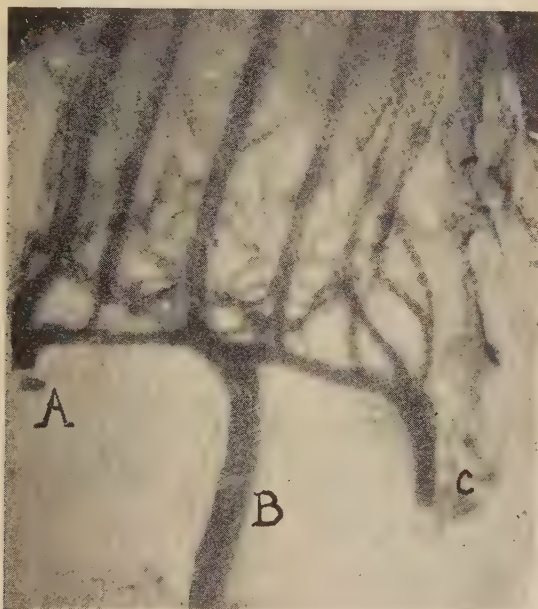
Dans l'examen par transparence d'un faisceau adulte nous procéderons toujours de trois façons. L'observation d'un faisceau par sa face externe permet de distinguer seulement les gros vaisseaux secondaires rayés ou ponctués et formés par l'empilement d'éléments très courts. Le même faisceau vu de profil montre la succession classique, depuis l'axe vers la périphérie, de vaisseaux annelés et écrasés, de trachées spiralées lâches et de vaisseaux à épaississements ligneux denses. Enfin, vu par sa face interne, le faisceau se montre formé par un nombre variable de vaisseaux annelés et plus profondément de trachées de plus en plus récentes. Les fragments de tige seront, pour permettre ce triple examen, fendus longitudinalement et examinés ainsi sur leurs divers côtés.

Nous étudierons ainsi les faisceaux caulaires puis les faisceaux intercaulaires externes et internes.

Des faisceaux caulaires *A*, *B* et *C*, les deux derniers seuls sont purement caulaires tandis que le *A* est mixte, c'est pourquoi nous l'examinerons en dernier lieu.

Etude du faisceau caulaire externe *B*.

Sur nos schémas le faisceau caulaire *B* prolonge visuellement le faisceau externe *D* de l'entre-nœud supérieur, mais en fait il n'a aucun contact direct avec lui. Il se trouve situé



MICROPHOTOGRAPHIE 5. — Microphotographie par transparence de la base du pétiole et de son réseau anastomotique, montrant la formation du faisceau caulaire *B*.

au milieu de la boutonnière décrite par FLOT [96-97] par où est assurée la continuité des tissus de la tige et de la feuille. Cette boutonnière provient, chez *C. pepo* comme chez la grande majorité des Cucurbitacées, de la dichotomie du faisceau interne *d* qui dessine à la base de l'entre-nœud supérieur une sorte d'arc mauresque à sommet latéral. Le faisceau *B* est

nœud inférieur la lettre *d*. Il forme un angle aigu avant de l'avoir atteint, revient et sa différenciation se poursuit le long du *E*. Symétriquement à ce crochet un autre tout à fait semblable se dirige vers le faisceau *e* de l'entre-nœud inférieur. Ces vaisseaux ne sont doublés d'aucune trachéide, et leur angle n'est prolongé par aucune trachée pouvant constituer une anastomose quelconque avec les deux faisceaux internes mais par une série de trachéides. (Fig. 16-17. Microphoto 6).



MICROPHOTOGRAPHIE 6. — Microphotographie par transparence servant au contrôle de la fig. 16.

Le trajet du faisceau caulaire *B* n'est donc pas essentiellement différent dans une tige adulte et jeune. On remarque simplement que certains de ses éléments, avant de continuer leur différenciation dans le faisceau externe intercaulaire *E* qui le poursuit, font une boucle plus ou moins avancée vers les deux faisceaux internes les plus voisins. Il est probable que les vaisseaux différenciés postérieurement pourront emprunter ce trajet transversal et, s'en servant comme d'un tremplin, se différencieront ensuite le long de ces mêmes fais-

ceaux internes, ce qui paraît résulter de l'étude de la fig. 18 où le vaisseau v_y se différencie de B vers e et que nous aurons l'occasion de vérifier dans les vieilles tiges.

Etude du faisceau caulaire externe C .

Le faisceau C apparaît dans le prolongement du E supérieur, mais il n'a en vérité aucun rapport avec ce dernier. Il est à son extrémité supérieure formé uniquement par des éléments différenciés à la suite de vaisseaux situés dans la partie de la feuille opposée à la vrille, et jusqu'à la base de l'entre-nœud il n'a aucun rapport avec les faisceaux de la partie supérieure

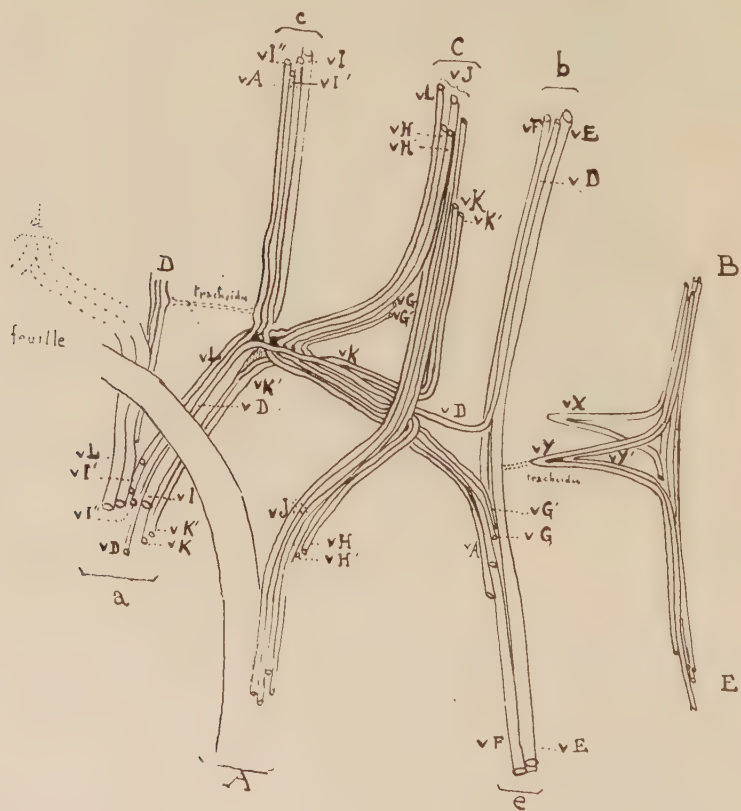


FIG. 17. — Ce dessin par transparence représente l'autre face du nœud de la fig. 16. (Nœud peu évolué). On y voit la formation des faisceaux e , E , A et la base des faisceaux B , b , C , c , D , et d .

Dans le chiasma se croisent les faisceaux vA , vH , vH' , vG , vG' , dans un sens, les vaisseaux vD , vK , vK' se différenciant en sens inverse.

de la tige. Dans la très jeune tige par contre une trachée différenciée à la base du A supérieur reliait ce dernier faisceau au C par un trajet oblique. Mais cette anastomose essentiellement transitoire déjà (schéma 3, nœud 3), dans le bourgeon terminal, ne se retrouve plus dans la tige adulte. On distingue toutefois encore quelques trachéides et le coude assez marqué que font certains vaisseaux au sommet de l'entre-nœud au moment où le faisceau C amorce son trajet vertical (voir fig. 19).

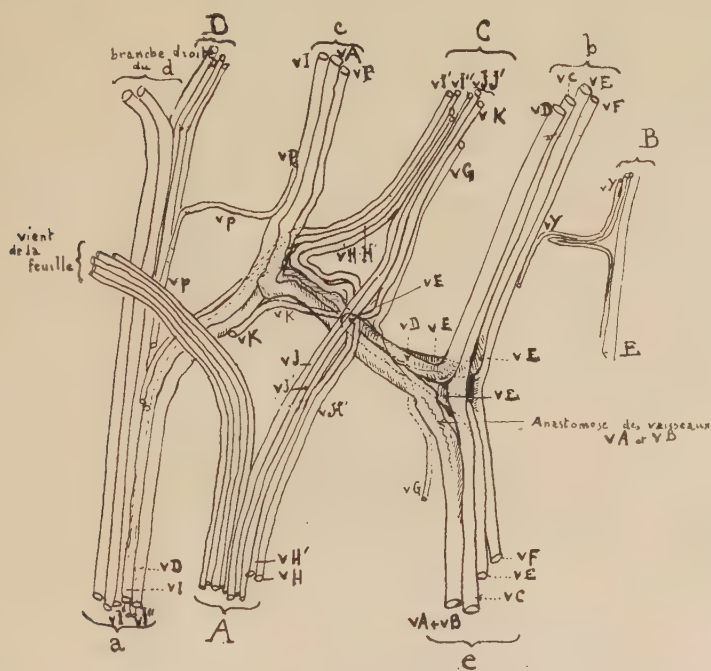


FIG. 18. — Fragment de nœud montrant la même face mais plus évoluée que la figure 17.

A la base de l'entre-nœud, le faisceau caulaire C des très jeunes tiges se différencie en entier le long du faisceau A de l'entre-nœud inférieur. Ce n'est que plus tard, lorsque la phylle a atteint le stade que nous envisageons actuellement que l'on peut voir (fig. 18, 20) qu'une grande partie des vaisseaux du C s'incurve et vient poursuivre sa différenciation à la base du faisceau c du même entre-nœud. Le contact ainsi établi, certains éléments de cette branche du C continuent

leur différenciation le long de ce faisceau interne qui, passant à l'entre-nœud inférieur, prend la lettre *a* ; mais d'autres éléments reviennent par un trajet transversal pour se différencier le long de la branche du *C* qui participe à la formation du faisceau *A* inférieur. Sur les coupes cette anastomose étant tranchée très obliquement ne nous donnait pas la possibilité d'acquérir une certitude sur le cheminement des vaisseaux. On constate de plus sur la fig. 20 que le faisceau *C* donne une troisième branche qui se différencie vers la base le long du faisceau interne voisin : le *e*.



FIG. 19. — Formation du faisceau *C* (dessin par transparence).

Au total, si le faisceau *C* est toujours formé d'éléments uniquement caulaires, dans leur trajet basipète ils ne se différencient plus seulement le long du faisceau *A* inférieur mais selon deux trajets nouveaux : la branche gauche vers le *a*

inférieur, la branche droite vers le *e* inférieur. Nous nous expliquons maintenant la présence du colorant de la phylle 1 dans les faisceaux *a* et *e* du cycle interne dès l'entre-nœud 2 dans nos injections sur matériel frais. Ces trajets transversaux doivent paraître assez tardivement car nous n'en avons aucune indication dans le bourgeon terminal.

Etude du faisceau mixte externe *A*.

Le faisceau *A* apparaît comme faisant suite au faisceau *C* de l'entre-nœud précédent ; un examen plus attentif montre qu'en fait il n'entre dans sa constitution qu'une partie des éléments du *C* différenciés en un tronçon médian (fig. 20).



FIG. 20. — Dessin par transparence du sommet et de la base des faisceaux *a*, *A*, *e* (dédoublé) et du sommet des faisceaux *d*, *D*, *c* (dédoublé).

D'autre part le faisceau A est également formé par les éléments différenciés à la base des faisceaux de la partie correspondante de la feuille, c'est-à-dire des éléments caulaires.

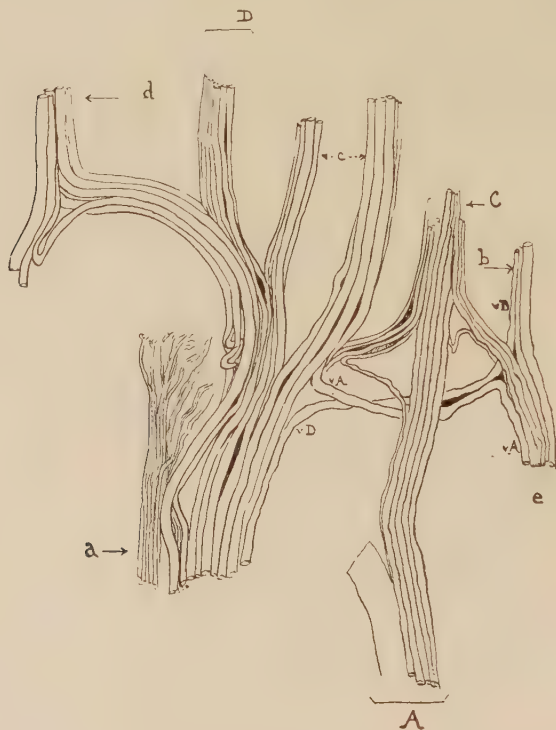


FIG. 21. — Dessin par transparence de la base des faisceaux *d*, *D*, *c* (dédoublé), *C* et *b* et du sommet des faisceaux *a*, *A*, *e*.

Au sommet du faisceau un sillon longitudinal sépare pendant quelque temps les éléments intercaulaires et les éléments caulaires ; ces derniers sont de diamètre plus petit, tandis que les grosses trachées intercaulaires primitivement bien séparées du corps du faisceau ont tendance, vers la base de l'entrenœud, à se grouper à la périphérie sans y parvenir complètement toutefois, ce qui donne à la coupe du faisceau une dissymétrie caractéristique. (Microphoto 4).

A sa base (fig. 22), dans le nœud inférieur, les éléments du faisceau se différencient dans leur majeure partie le long du *D* qui se trouve formé exclusivement par les prolongements

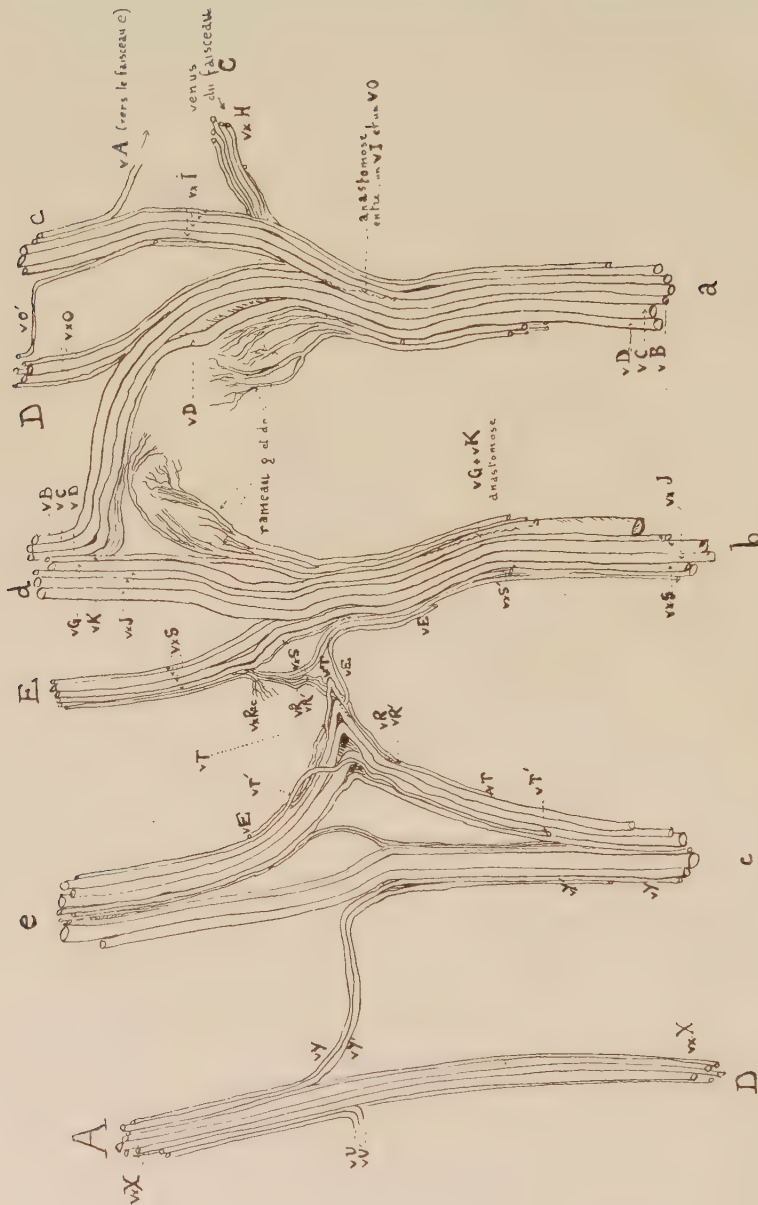


FIG. 23. — Examen par transparence d'un nœud privé de sa feuille et des faisceaux caulaires.
Formation des faisceaux a, b, c, D. Base des faisceaux e, D, d, E, e, A.

il n'est pas seul à différencier ses éléments le long du *a*, ses vaisseaux rencontrent en effet des trachées différenciées depuis le faisceau *d* qui forment la voûte de la boutonnière. Dans le faisceau *a*, l'ensemble des éléments différenciés à la base du *D* chemine à la face interne du faisceau, ce qui s'explique par le fait que d'autres éléments intercaulaires plus récents participent également à la formation de ce faisceau

On note parfois (fig. 23) qu'une trachée, avant de se différencier le long du faisceau *a*, emprunte le trajet du faisceau *c* du même entre-nœud avec lequel il se poursuit ensuite dans le faisceau *a* inférieur.

Etude du faisceau intercaulaire externe *E*.

Le faisceau *E* continuant inférieurement la totalité du faisceau *B*, parcourt tout l'entre-nœud sans prendre contact avec

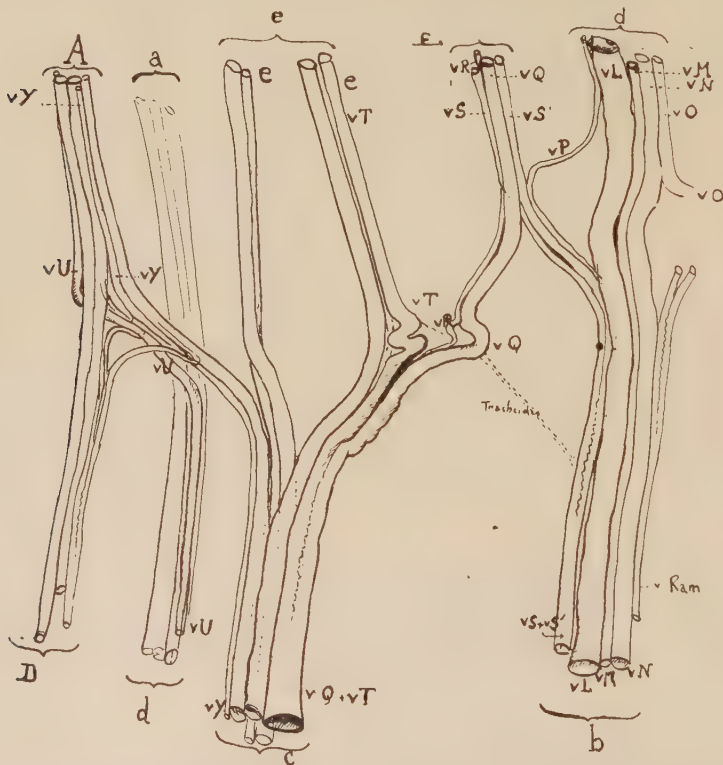


FIG. 25. — Formation des faisceaux *b*, *c*, *D* et *d*, et base des faisceaux *d*, *E*, *e*, *A*, et *a* dans un nœud assez peu évolué où une série de trachéides relie seule le sommet du faisceau *c* au *b*.

les faisceaux voisins autrement que à son sommet par des vaisseaux avancés vers les faisceaux internes *d* et *e* qui, n'arrivant pas à destination, retournent vers le faisceau *E*, sauf dans la fig. 18 où v_y se dirige vers *d*.

Au nœud inférieur les éléments se partagent en deux tronçons d'inégale importance. Certains empruntent dans leur différenciation le trajet du faisceau interne *b*, tandis que d'autres se dirigent vers le *c* (fig. 22, 23 et 24). Cette nouvelle anastomose était indiquée dans le nœud 5 du bourgeon terminal par une série transversale de trachéides reliant le E^4 au c^5 .

Dans les deux faisceaux internes *b* et *c* les éléments différenciés à la base du faisceau *E* cheminent sur la face interne de ces faisceaux et se perdent par anastomoses avec des éléments de même âge (Fig. 25).

Etude du faisceau intercaulaire interne *a*.

C'est avec le faisceau *b* un des plus gros faisceaux de la tige adulte. Il est situé entre le *B* et le *A*, et paraît, sur les schémas, prolonger le *c* de l'entre-nœud supérieur.

Il est formé dans la tige adulte par la presque totalité des vaisseaux différenciés à la suite des éléments constituant le *c* supérieur, dont une autre partie se différencie le long du *e* (Fig. 23).

Le *a* reçoit ensuite le produit de la différenciation basipète de certains éléments situés à la base de l'entre-nœud supérieur dans la partie droite du faisceau *d* (dans le cas où la vrille est à droite). Ces vaisseaux forment le plafond de la voûte et rencontrent d'autres éléments différenciés à la suite du *D* supérieur qui iront encore poursuivre leur trajet dans le faisceau *a*. Dans notre fig. 23 une anastomose constituée par un vaisseau v_o' relie la base du *D* et la base du *c* et cet élément accolé à ce dernier faisceau se différencie vers le *a* inférieur. Dans la fig. 18 c'est un élément v_p qui de *c* se dirige par la base du faisceau *D* vers le *a* aval. D'autres éléments différenciés à la suite du tronçon gauche de la base du *C* viendront, en se différenciant, grossir le nombre des trachées du *a*. (v_r v_l). Fig. 18 et 26. Microphoto 7).

On observe que les éléments différenciés à la suite des faisceaux internes *d* et *c* supérieurs empruntent le trajet périphérique du faisceau, car ils en constituent le bois à grosses

trachées, donc plus récent. Tandis que les vaisseaux différenciés à la base des faisceaux externes *C* et *D* cheminent sur la face interne du faisceau et s'anastomosent avec les trachées de petit diamètre différenciées dans le même temps.

Certains éléments, différenciés à la base du bourgeon latéral, empruntent encore le faisceau *a* après un trajet plus ou moins compliqué le long de la voûte de la boutonnière. Ces éléments, après un cheminement indépendant, s'accolent intimement au reste du faisceau *a* qui paraît à une distance assez éloignée du nœud d'une homogénéité relative.

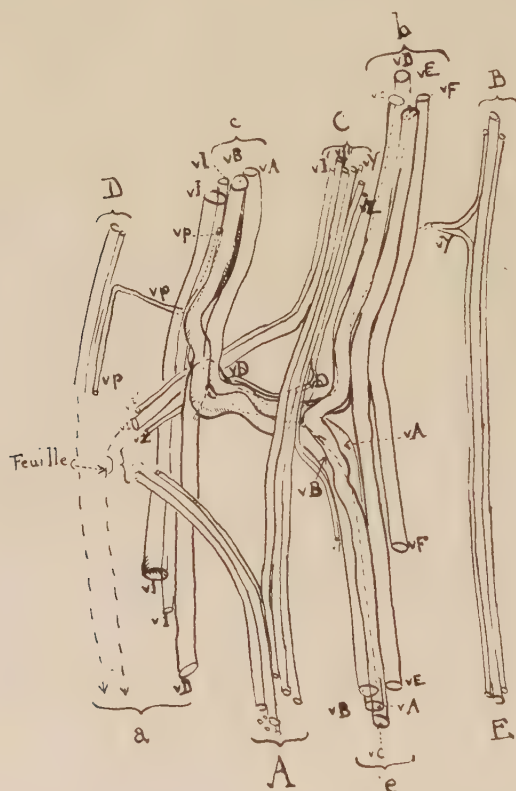
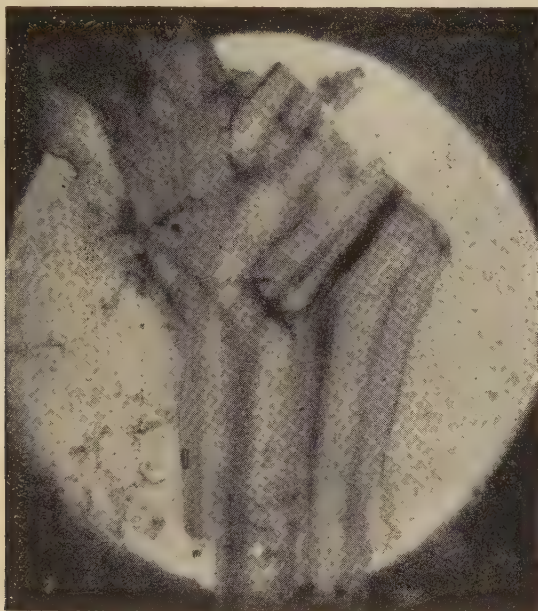


FIG. 26. — Ce dessin établi d'après l'examen par transparence d'un nœud très évolué fendu longitudinalement montre la formation des faisceaux *A*, *e* *E* et une partie du faisceau *a* ; la base des faisceaux *B*, *b*, *C*, *c*, et *D*. On y voit un chiasma très important où se croisent les vaisseaux *vD*, *vZ* d'une part et les vaisseaux *vA* et *vB* d'autre part.

On remarque également la série de trachéides reliant l'extrémité en crochet du vaisseau *vY* au sommet du faisceau *e*.

Le faisceau *a* est encore quelquefois le siège de la différenciation basipète d'une branche anastomotique formée par le

vaisseau *vD* venue du faisceau *b* supérieur (fig. 18). Il y a dans la région transversale de cette branche anastomotique formation d'un plexus intercaulaire typique. On y voit en effet un vaisseau *vD* reliant le *b* supérieur au *a* inférieur et en sens inverse deux vaisseaux *vA* et *vB* reliant le *c* supérieur au *e* inférieur, ce qui forme un véritable *chiasma*. (Fig. 18-26. Microphoto 7).



MICROPHOTOGRAPHIE 7. — Microphotographie par transparence servant contrôle de la Fig. 26.

Au total le faisceau *a* est formé par des éléments différenciés à la suite de vaisseaux issus de :

- 1° La partie droite du faisceau *d* (anastomose récente, xylème à gros vaisseaux) ;
- 2° La totalité du *D* (petites trachées) ;
- 3° La partie gauche la plus importante du *c* (trachées larges et étroites) ;
- 4° Une partie des vaisseaux du bourgeon axillaire (id.) ;
- 5° La partie gauche du *C* (xylème à petites trachées) ;
- 6° Quelquefois par un vaisseau venant du *b* (grosse trachée).

Primitivement le faisceau *a* n'était formé que par la continuation basipète du faisceau *D* (nœud 3 du bourgeon terminal) (schéma 3) puis par la continuation du faisceau *D* et du faisceau *c* (nœud 4), au nœud 5 s'ajoutent des éléments différenciés depuis le bourgeon latéral. Plus tard des éléments venus de la différenciation d'une partie du faisceau *C* et en dernier lieu une à deux trachées du *b* supérieur participent à leur tour à la formation du faisceau *a*.

A la base de l'entre-nœud les éléments du faisceau *a* se prolongent dans le faisceau *d* de l'entre-nœud inférieur (fig. 20).

Etude du faisceau intercaulaire interne *b*.

Le faisceau *b* paraît dans le prolongement du faisceau *d* supérieur. Il se situe entre les faisceaux externes *B* et *C*. Une étude de détail nous montre que le faisceau *b* est constitué par des éléments faisant suite à certains vaisseaux de la partie gauche du faisceau *d* qui s'incurvent légèrement à gauche pour descendre le long du *b* en un trajet rectiligne, construisant, au passage dans le nœud, la partie gauche (distale par rapport à la vrille) de la boutonnière. (fig. 22, 23, 24 et 25).

D'autre part le faisceau *b* est encore constitué par des vaisseaux de petit diamètre différenciés à la base de la plus grande partie du faisceau supérieur *E*, dont l'autre tronçon se dirige vers le faisceau interne *c*. Plus rarement une anastomose constituée par un seul vaisseau v_E différencié depuis le faisceau *e* supérieur réunit celui-ci au faisceau *b*. Son trajet croise comme dans un chiasma des éléments $v_R v_R'$ du faisceau *E* différenciés vers le faisceau *e*, (fig. 16, 23, 24, etc.).

Des éléments différenciés à la suite des faisceaux du bourgeon latéral empruntent également le trajet du faisceau *b*, de sorte que la distribution du système conducteur du bourgeon axillaire se fait à peu près à parties égales entre les faisceaux *a* et *b*.

Au total le faisceau *b* est formé par des éléments différenciés à la suite :

1° De la portion gauche du faisceau *d* (vaisseaux de fort diamètre) ;

2° De faisceaux du bourgeon latéral (petites et grosses trachées) ;

3° De la portion droite du faisceau *D* (éléments de petit diamètre).

Dans la formation de la tige ce faisceau a été constitué tout d'abord uniquement par le prolongement du *E* supérieur (nœud 3 du bourgeon terminal), puis au nœud 5 par le prolongement du *E* et du *d* supérieurs et plus tard par des trachées différenciées depuis le bourgeon latéral, enfin très tardivement par un ou deux éléments se différenciant à partir du faisceau *e*.

A la base de l'entre-nœud le *b* adulte se continue dans le faisceau interne *e* dont il constitue la plus grande part. (fig. 17).

Etude du faisceau intercaulaire interne *c*.

Le faisceau *c* paraît dans le prolongement du *e* supérieur et il est situé entre les faisceaux externes *C* et *D*.

La plus grande partie des vaisseaux formant le faisceau *c* prolonge les éléments contenus dans le faisceau *e* amont. Ce dernier est fréquemment dédoublé dans la région basale de son parcours (fig. 22, 23, 24, 25). Dans la fig. 22 le tronçon *e dr* du faisceau *e* amont est formé de grosses trachées $\nu_{Tet} \nu_T$ qui au niveau du nœud forment un crochet vers le faisceau interne *b*. Le vaisseau ν_T dessine un méandre très caractéristique. Tandis que le vaisseau ν_E se détache définitivement vers le faisceau *b* les autres éléments du tronçon *e dr*. vont contribuer à former le faisceau *c* avec les vaisseaux ν_Q, ν_R, ν_R , venus du *E* amont.

Le tronçon *e g*. du faisceau *e* se dirige en entier vers le faisceau *c* qui reçoit encore des éléments différenciés à la suite de vaisseaux du faisceau mixte *A* supérieur ($\nu_Y \nu_{Y'}$).

Dans les figures 16 et 23 le faisceau *e* n'est pas dédoublé avant de devenir le faisceau *c*, mais il est curieux de constater dans le nœud que sa partie droite forme une pointe vers le faisceau *b* d'où se détache le vaisseau ν_E .

Au total le faisceau *c* est formé par le prolongement basipète :

1° de la presque totalité des vaisseaux du *e* (gros vaisseaux) ;

2° d'une partie du faisceau *E* (petites trachées) ;

3° d'une partie du faisceau *A* (petites trachées).

Dans le nœud le faisceau *e* devenant le faisceau *c* amorce un dédoublement qui se poursuit plus ou moins en amont et en aval.

Dans l'évolution de la tige ce faisceau était formé primitivement par une portion du faisceau *A* qui représentait l'intégrité du faisceau *C* de la deuxième phylle en amont (nœud 3) (schéma 3). Plus tard les éléments qui se prolongent à la suite du *A* sont mixtes, c'est-à-dire qu'ils sont différenciés à la suite de vaisseaux situés dans deux phylles consécutives.

Plus tard encore (nœud 5) un système nodal le relie avec le faisceau *E* et enfin les éléments du faisceau *e* empruntent son trajet.

Au bas de l'entre-nœud le faisceau *c* se prolonge par le faisceau *a* dont il constitue une partie. (fig. 17-18).

Etude du faisceau intercaulaire interne *d*.

Le faisceau *d* prolonge le faisceau *a* de l'entre-nœud amont. Il est situé entre le *E* d'une part et le *D* d'autre part.

Il est formé (fig. 16, 20, 22, 24 et 25) par la différenciation basipète de la totalité des vaisseaux du *a* supérieur qui suivent un trajet rectiligne, et par une partie des éléments constituant le faisceau *A*.

Sur de vieux nœuds on voit encore le faisceau *d* enrichi de vaisseaux différenciés à la base du faisceau *B*. Ces éléments en faible quantité empruntent, dans leur trajet transverse, le tremplin formé par cette trachée qui s'avancait vers le faisceau *d* et retournait vers le faisceau *E* aval. Dans le crochet ainsi formé au sein du tissu conjonctif voisin une assise génératrice se cloisonne par compression et c'est ainsi qu'un vaisseau d'abord puis un autre dans leur différenciation basipète relieront le faisceau *B* au faisceau *d* aval. Au total le faisceau *d* est formé par la différenciation vers la base de :

1° La totalité des vaisseaux du faisceau *a* (grosses trachées) ;

2° Une partie gauche du faisceau *A* (vaisseaux de petit diamètre) ;

3° Plus tard un ou deux vaisseaux venus du *B* (vaisseaux de petit diamètre).

Primitivement le faisceau *d* qui apparaissait au nœud 4

(schéma 3, bourgeon terminal) n'était formé que par le prolongement des vaisseaux qui constituaient le faisceau *a*, puis au nœud 5 par le faisceau *a* prolongé et par la continuation de certains vaisseaux du faisceau *A*. Très tard il est le siège de la différenciation d'un vaisseau du faisceau *B* supérieur.

A la base de son trajet, au niveau du nœud inférieur, le faisceau *d* est divisé en deux tronçons dont l'un à gauche, par un trajet rectiligne, va contribuer à former le faisceau *b* et l'autre très oblique différencie ses éléments vers le faisceau *a* en formant au passage le sommet de la voûte de la boutonnière dont l'extrémité de l'ogive se trouve déportée du côté gauche (la vrille étant à droite). (fig. 20 et 23).

Primitivement le faisceau *d* se différenciait en entier le long du faisceau *b* aval mais on voit apparaître de très bonne heure (nœud 5, schéma 3) une série transversale de trachéides qui relie sa base avec le sommet du faisceau inférieur *a*.

Etude du faisceau intercaulaire interne *e*.

Le faisceau *e* paraît prolonger le faisceau *b* et il est situé entre les faisceaux externes *E* et *A*.

Il est formé par la différenciation de la plus grande partie du faisceau *b* amont (fig. 17, 18 et 26).

On peut voir, en effet, dans ces dessins, que tous les vaisseaux de gros diamètre, sauf le vaisseau ν_D , poursuivent leur différenciation dans le faisceau *e*. Le vaisseau ν_D , passant derrière le faisceau *C* ou du moins la branche de celui-ci qui va contribuer à former le faisceau *A*, suit dans son cheminement transverse un trajet inverse de celui du vaisseau ν_A différencié depuis le faisceau *c* supérieur et qui après son passage dans ce plexus en chiasma, vient poursuivre son développement le long du faisceau *e*. Dans la figure 18 deux vaisseaux ν_A et ν_R empruntent le même trajet.

Le faisceau *e* d'autre part est encore formé par la différenciation basipète de certains éléments du faisceau *C* supérieur qui empruntent transversalement le trajet du chiasma.

Au total le faisceau interne *e* est formé par la différenciation des éléments de :

1° La plus grande partie du faisceau *b* amont (gros vaisseaux) ;

2° Une très petite partie (un à deux vaisseaux) du *c* (gros vaisseaux) ;

3° Une partie du faisceau *C* amont (xylème à petits vaisseaux).

Primitivement le faisceau *e* n'était constitué que par le prolongement des éléments du faisceau *b* amont (nœud 4, bourgeon terminal) puis plus tardivement par un vaisseau du faisceau *c* amont, enfin par une partie des vaisseaux du faisceau *C* de l'entre-nœud supérieur.

A la base de l'entre-nœud le faisceau *e* se prolonge dans le faisceau interne *c*.

Les faisceaux du bourgeon latéral.

Si le bourgeon latéral distribue toujours ses éléments dans les deux gros faisceaux internes *a* et *b* de la tige mère, on remarque le plexus anastomotique compliqué que forment ses

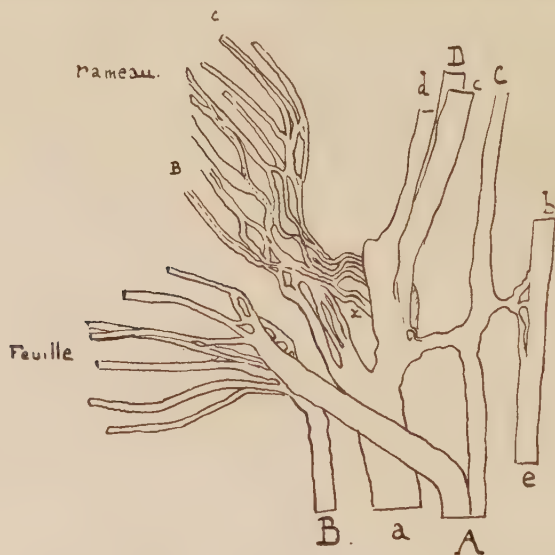


FIG. 27. — Base du bourgeon latéral développé, les vaisseaux du faisceau caulinaire *B* se distribuent dans les faisceaux *a* et *b* de la tige mère, il en est de même pour le faisceau *A*.

faisceaux à la base du rameau axillaire. Ils se rapprochent, s'anastomosent pour se séparer dans un ordre différent et finalement constituer deux paquets plus ou moins homogènes, dont l'un continue sa différenciation le long du faisceau *a* et l'autre le long du faisceau *b*, qui reçoivent ainsi à peu de chose près le même nombre d'éléments. Si nous ne considérons

que les faisceaux caulaires *A* et *B* du premier entre-nœud, on voit que le faisceau, d'ailleurs mixte *A*, partage ses éléments entre les faisceaux *a* et *b*. Il paraît en être de même pour le faisceau *B* alors que primitivement tous les éléments du faisceau *B* se différencient le long du faisceau *a* de la tige mère, tandis que la totalité des éléments du faisceau *A* se différencient le long du faisceau *b* (fig. 27) ; de sorte qu'il est de plus en plus difficile dans une région si bouleversée de suivre non seulement le trajet des vaisseaux mais celui des faisceaux qui paraît devenir capricieux et inattendu.

L'étude topographique du système vasculaire de la tige adulte nous aura amené à constater la persistance des anastomoses de faisceaux que nous avait révélée la structure du bourgeon terminal. De plus l'apparition de nouvelles anastomoses donne à la tige une complexité croissante. Dans ces anastomoses, dont nous allons entreprendre l'étude par coupes, il est curieux de constater que *le trajet des vaisseaux se fait toujours de façon identique*, pourvu que l'on s'adresse à des nœuds d'âge relativement identique. Ainsi le vaisseau *ve* reliant la base du faisceau *e* amont au faisceau *b* aval se retrouve dans les figures 16, 22, 23, 24, le trajet sineux du vaisseau *vd* reliant la base du faisceau *b* amont et le sommet du faisceau *a* aval se retrouve dans les figures 17, 18, 26 et l'on peut faire la même constatation pour de nombreux autres éléments.

C. Etude des anastomoses de faisceaux.

1° L'observation combinée de la structure topographique des faisceaux par transparence et des coupes transversales pratiquées dans un but vérificatif, nous montre que dans un faisceau mixte, qu'il soit externe ou interne lors de sa formation par anastomose de deux ou plusieurs faisceaux, ce sont les éléments vasculaires les plus anciens (de petit diamètre) qui se rapprochent d'abord (leurs deux centres de développement, suivant BERTRAND (C. E.)), puis, avec un certain retard les éléments de grand diamètre.

Ce fait est nettement constatable dans la formation du faisceau *A* (fig. 28 A et B). Les trachées *a* et *b* de la partie inter-caulaire du faisceau sont situées en arrière par rapport aux trachées primitives de la partie caulaire.

2° Dans le cas où un faisceau se divise en deux on constate que c'est le xylème le plus ancien qui se dédouble le dernier comme on peut l'observer à la figure 29 représentant la base du faisceau interne *d*. Les coupes en séries sont exécutées de haut en bas.

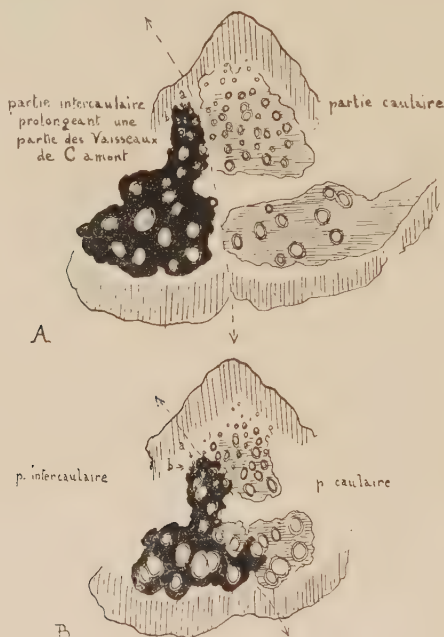


FIG. 28. — Formation du faisceau mixte A (vrille à gauche).
 en noir : la partie intercaulaire
 rayée : la partie caulaire.

3° Lorsque plusieurs faisceaux concourent à former un faisceau unique mixte, on constate que leurs éléments se poursuivent dans le nouveau faisceau et s'y rangent en largeur et en profondeur dans un ordre qui paraît dépendre de deux facteurs.

a) La situation à droite ou à gauche en largeur des vaisseaux dans le faisceau nouveau paraît en relation avec la place qu'occupaient ces éléments dans les faisceaux de l'entrenœud supérieur, mais ce fait n'est d'ailleurs contrôlable que dans le sommet du faisceau mixte, car, à un niveau plus ou moins bas, les éléments se mélangent, s'insinuent entre d'autres éléments de sorte que le trajet du vaisseau est assez malaisé à suivre sur les coupes.

b) La situation en profondeur des éléments d'un faisceau amont dans un faisceau mixte par contre présente un réel intérêt car on sait que les éléments de petit diamètre proches de la pointe du faisceau sont anciens tandis que les éléments périphériques sont de plus en plus récents.



FIG. 29. — Division du faisceau *d* à la base de l'entre-nœud.

La place occupée par les éléments différenciés à la suite des faisceaux amont nous donne donc de précieux renseignements sur leur âge relatif et par ce fait sur l'évolution de la constitution du faisceau mixte considéré.

Formation du faisceau *a*.

Si l'on examine par exemple le faisceau mixte *a* (fig. 30), on sait qu'il était primitivement constitué par le prolongement du faisceau *D* amont, puis successivement par le faisceau *c* amont, une partie du faisceau *d* et plus tard des éléments du rameau, une partie du faisceau *C* amont et enfin un à deux vaisseaux différenciés à la base du faisceau *b*.

Dans la coupe 1 les éléments du faisceau *D* se placent dans la zone la plus profonde, ses vaisseaux sont donc plus anciens

que ceux de la branche du faisceau *d* ; (coupe 2), les vaisseaux du *c* amont se répartissent dans toute la profondeur du faisceau car ils représentent des éléments anciens parus très tôt et des éléments plus récents. Dans les coupes 3 et 4 les éléments du faisceau *C* amont sont en retrait car plus récents. Enfin



FIG. 30. — Formation du faisceau *a* (vrille à gauche) par des éléments différenciés à la suite de vaisseaux des faisceaux amont *D*, *c*, *d*, rameau en partie, *C* et *b* en partie.

dans la coupe 6 le faisceau *a* est normalement constitué et l'on y voit le xylème de petit diamètre ancien formé par le faisceau *D* le plus avancé ; les faisceaux *c* et *d* et plus en retrait encore les éléments prolongeant des vaisseaux du rameau et des faisceaux *C* et *b*.

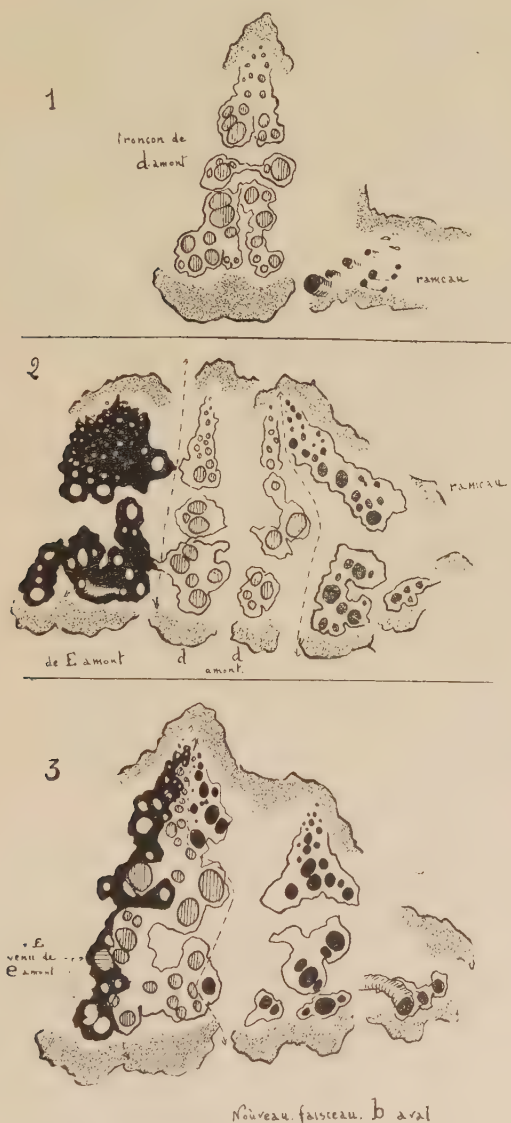


FIG. 31. — Formation du faisceau *b*,

Le xylème de gros diamètre est constitué par les éléments de tous ces faisceaux excepté ceux du faisceau *D*.

Formation du faisceau *b*.

L'étude de la formation du faisceau mixte *b* nous permet de faire les mêmes constatations. (fig. 31).

Ce faisceau était primitivement formé par des éléments du faisceau *E* amont, puis successivement des éléments d'une partie du faisceau *d* amont et du rameau. L'extrême pointe du faisceau adulte *b* est, en effet, occupée par les vaisseaux différenciés depuis le faisceau *E* (coupe 3).

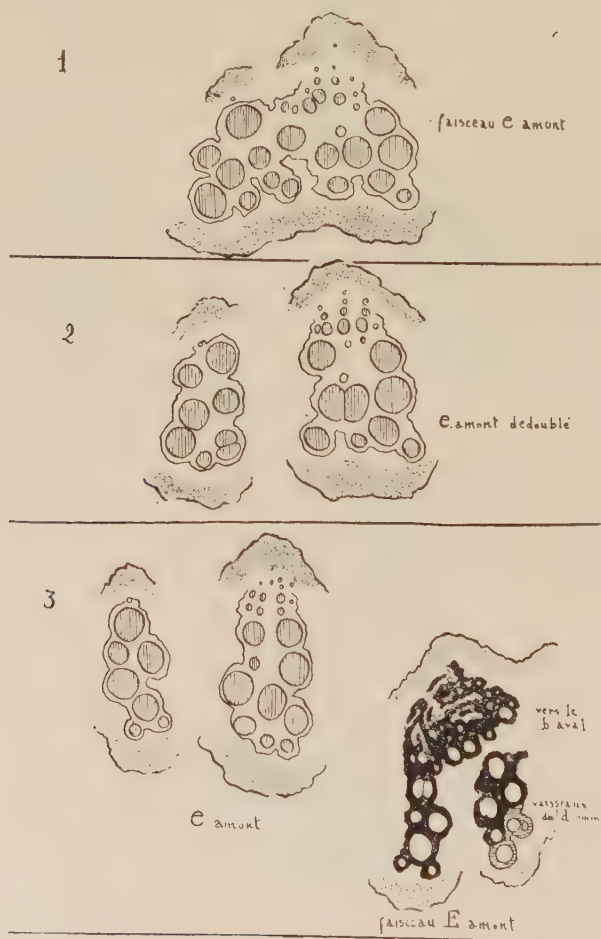


FIG. 32. — Formation du faisceau *c*.



FIG. 32 bis. — Formation du faisceau c.

Formation du faisceau c.

La formation du faisceau mixte c est due, dans le temps, tout d'abord à la continuation des éléments intercaulaires du

faisceau *A*, puis d'éléments caulaires et intercaulaires du faisceau *A* amont et d'une partie des vaisseaux du faisceau *E* amont, enfin par la continuation de la plupart des éléments du faisceau *e* amont. A la figure 32, coupe 1, le faisceau amont *e* amorce son dédoublement qu'il achève à la base de l'entre-nœud (coupe 2). Les éléments du faisceau *E* paraissent à droite (coupes 3 et 4) tandis que certains vaisseaux du faisceau *A* s'approchent du côté gauche (coupes 5 et 6). Le faisceau *c* normalement constitué est dédoublé et ce dédoublement ne correspond pas strictement à celui du faisceau *e* amont, car nous avons pu voir une trachée $\vee Y$ quitter le tronçon gauche pour se différencier dans le tronçon droit. D'autre part le vaisseau $\vee E$ s'est, dans le chiasma, différencié du tronçon droit vers le faisceau *b* (coupes 4 et 5). Dans le tronçon gauche du faisceau *c* le xylème de petit diamètre ancien est uniquement formé par les trachées du faisceau *A*, tandis que dans le tronçon droit la plus grande partie du xylème de grand diamètre est constituée par les éléments du faisceau *E*. On saisit ainsi très bien le retard de l'apparition des vaisseaux du faisceau *e* amont dans la formation du faisceau *c*, puis qu'ils forment surtout du xylème récent.

Formation du faisceau *d*.

La formation du faisceau mixte *d* est due primitivement à la continuation des éléments constituant le faisceau *a* amont auxquels viennent s'ajouter plus tard d'autres éléments plus récents du faisceau *A* amont. On voit, en effet, (fig. 33) des éléments caulaires et intercaulaires du faisceau *A* se diriger vers le faisceau *d* (coupes 1, 2 et 3) pour se ranger latéralement, en arrière, dans le faisceau *d* normalement constitué (coupe 4).

Formation du faisceau *e*.

La formation du faisceau mixte *e*, due tout d'abord uniquement au prolongement basipète des éléments du faisceau *b* supérieur, est ensuite complétée par des participations venues des faisceaux *C* et *c* amont. On voit le chiasma des croisements des vaisseaux $\vee D$ et $\vee A$ (figure 34, coupe 2). Les quelques éléments du faisceau *C* se placent latéralement mais moins pro-

fondement vers la pointe du faisceau que les éléments de petit diamètre du faisceau *b* amont.

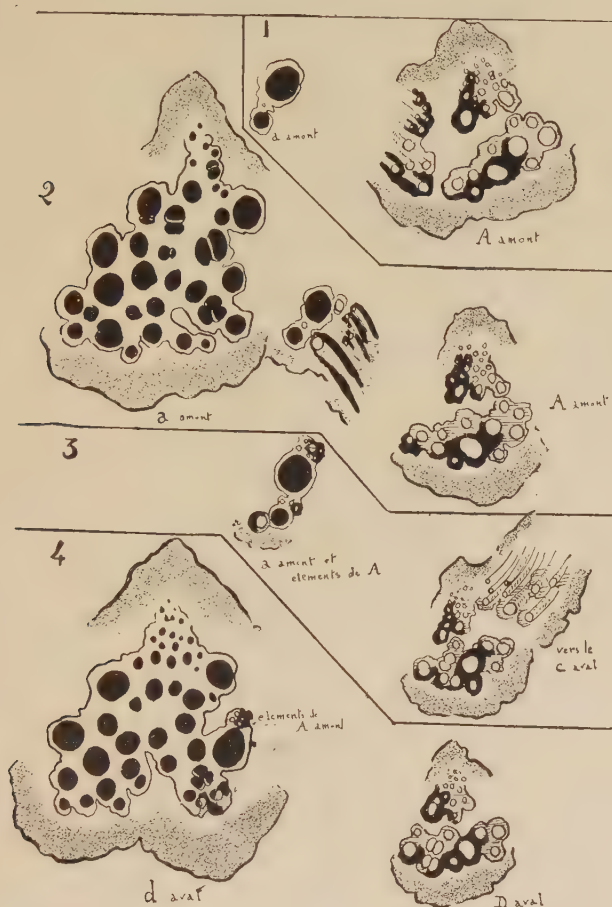


FIG. 33. — Formation des faisceaux *D* et *d*.

D'autre part nous avons vu, à propos de la formation du faisceau mixte *A*, que la partie intercaulaire la plus récente restait en arrière par rapport à la partie caulaire ; et que la pointe du faisceau est occupée par les éléments de petit diamètre prolongeant les vaisseaux de la feuille la plus proche (fig. 28). La coupe transversale d'un faisceau mixte indique donc l'histoire de l'évolution de ce faisceau pourvu que l'on connaisse l'origine de différenciation de ses éléments.

Nous pouvons déduire de cette étude une notion que nous

tirions déjà de l'observation du système vasculaire de la jeune tige. Les faisceaux internes, sont de plus en plus complexes, pour 2 raisons :



FIG. 34. — Formation du faisceau e.

1° leurs éléments prolongent les vaisseaux des phylles de plus en plus nombreuses qui sont situées dans la région amont de la tige, puisque tous les faisceaux phyllaires *A, B, C*, après un trajet caulaire dans le premier entre-nœud situé au dessous de leur partie appendiculaire, se continuent par des éléments intercaulaires empruntant un trajet externe (faisceaux *D, E, A*) puis se différencient dans les faisceaux du cercle interne *a, b, c*, puis les faisceaux *d, e, a*, etc.

2° les faisceaux nouveaux ont tendance à se différencier de plus en plus rapidement dans le cercle intérieur.

Ceci nous amène à nous prononcer définitivement sur la valeur des faisceaux internes et des éléments secondaires de grand diamètre qui les constituent dans leur plus grande partie.

Valeur des faisceaux externes.

Les faisceaux externes paraissent avoir un rapport nettement établi avec les éléments situés dans les feuilles et de ce fait on s'explique qu'ils puissent avoir été appelés « *faisceaux foliaires* » suivant LESTIBOUDOIS [130], ou « *traces foliaires* » suivant HANSTEIN [119], ou « *faisceaux communs* » selon NOEGELI [157]. Ce qui d'ailleurs constitue une interprétation erronée (du moins dans les deux premières définitions) car du point de vue histologique les éléments n'appartiennent aux feuilles que s'ils sont situés dans les feuilles. C'est pourquoi avec CHAUVEAUD nous leur avons donné le nom de faisceaux caulaires si leurs éléments se différenciaient aux dépens des cellules de la caule de la phylle envisagée, et de faisceaux intercaulaires, lorsque la continuation de la différenciation de ces éléments se faisait aux dépens de caules des phyllorhizes inférieures.

Valeur des faisceaux internes.

Les faisceaux internes par contre ont donné lieu à différentes interprétations.

On les a appelés « *caulinaires* » ou « *tigellaires* » ou « *propres à la tige* » suivant SANIO, SACHS ou NOEGELI [157], c'est-à-dire qu'ils ne présentent aucun rapport avec les feuilles. Mais

NOEGELI lui-même, qui adoptait le terme de « propre à la tige », remarquait que ces faisceaux n'existaient pas toujours dans les végétaux, et WEISS [201] et DE BARY [3] nient leur existence chez les Cucurbitacées et les Pipéracées.

Pour LESTIBOUDOIS [130], DUTAILLY [91] et VAN TIEGHEM [187] les faisceaux internes des Cucurbitacées sont des « *faisceaux réparateurs* », tandis que LOTAR leur donne le nom d'« *anastomotiques* ». Pour GRAVIS [110, p. 77] les deux termes « réparateur et anastomotique » sont synonymes et ce dernier peut très bien être adopté, dit GRAVIS, pourvu que l'on parte d'en haut. Pour WEISS, qui adopte le terme de « *faisceaux sympodiques* », ces faisceaux représentent la soudure de plusieurs en un seul.

S'il est facile pour les faisceaux internes de réfuter l'appellation de propres à la tige, car ces faisceaux sont toujours en rapport avec des éléments qui sont situés dans des feuilles, les termes de réparateur et anastomotique ont une valeur plus difficile à discuter. En effet, les auteurs qui les ont adoptés n'ignorent pas que ces faisceaux puissent avoir des rapports avec d'autres éléments, mais ils ne paraissent pas accepter qu'ils puissent être formés par la différenciation basipète des éléments des phylles. En un mot, ces auteurs font une différence entre les faisceaux foliaires, les traces foliaires et d'autres éléments qui, s'ils sont en rapport avec ceux des traces foliaires, n'en constituent pas moins selon eux un faisceau, un système conducteur à part. Ce fait est si vrai que GRAVIS [*loc. cit.*, p. 76] commentant la valeur du terme de faisceau commun adopté par NOEGELI, pour définir un faisceau qui passe d'une feuille dans la tige pour y descendre plus ou moins profondément et s'unir à des faisceaux semblables mais provenant d'autres feuilles, GRAVIS spécifie qu'il voit dans ces faisceaux deux parties : l'une supérieure plus ou moins longue qui représenterait un faisceau foliaire libre, et l'autre inférieure « *formant le sympode* », c'est-à-dire soudée qui constituerait le faisceau réparateur. GRAVIS donne ainsi deux noms aux deux parties du faisceau commun. Sans doute savons-nous que le faisceau n'est pas une unité, mais qu'il est formé par une suite d'éléments différenciés aux dépens de l'organe au niveau duquel on l'examine. Mais il nous est difficile d'accepter une terminologie basée sur le fait du parcours libre ou associé des éléments différenciés à la suite de ceux d'une

même phylle. Puisque nous sommes dans la tige formée par la coalescence des caules, les faisceaux qui constituent son système conducteur peuvent porter deux noms : faisceaux caulaires et faisceaux intercaulaires : nous avons vu que les faisceaux externes étaient soit caulaires soit intercaulaires. Les faisceaux du cycle interne ne sont constitués que par le prolongement des éléments des faisceaux externes ils sont donc intercaulaires *ils représentent des complexes intercaulaires où les participations des différentes phylles de la partie supérieure de la tige sont de plus en plus difficiles à individualiser.*

En définitive les termes de faisceaux ou traces foliaires, faisceaux communs, propres à la tige, caulinares, tigellaires réparateurs ou anastomotiques, n'ont aucun sens dans l'ontogénie du végétal puisqu'on ne peut considérer celui-ci comme une entité mais comme une colonie de plantules plus ou moins coalescentes morphologiquement et du point de vue de l'anatomie de leurs systèmes conducteurs. Nous croyons avoir montré que dans la tige adulte, si compliquée apparemment, des Cucurbitacées *la formation des faisceaux, quelle que soit leur position, est due à la formation des phylles des phyllo-rhizes successives.* Suivant que ces éléments sont différenciés aux dépens de la caule propre à la phylle envisagée ou de caules de phylles antérieures ils sont caulaires ou intercaulaires. Les faisceaux internes sont de ce fait toujours intercaulaires et les éléments qui les composent, d'abord peu nombreux, vont sans cesse croissant en nombre et surtout en diamètre. L'étude de la formation de la jeune tige nous avait montré que les éléments primaires de ces faisceaux ne se différenciaient qu'avec l'apparition des phylles dont ils prolongeaient les éléments ; nous avons pu faire la même constatation à propos de la tige adulte en ce qui concerne l'apparition des vaisseaux secondaires de gros diamètre qui prolongent des éléments situés dans les parties appendiculaires des phylles nouvelles plus ou moins éloignées.

D. Anastomoses de vaisseaux dans les faisceaux.

Lorsque l'on fait une série de coupes et que l'on examine de haut en bas un faisceau quelconque on est frappé par trois sortes de faits : dans le parcours d'un entre-nœud

- 1° Le volume du faisceau diminue,
- 2° Le nombre de ses éléments diminue,
- 3° Le diamètre des vaisseaux augmente.

HANSTEIN, LIGNIER, COL ont fait de nombreuses observations sur la décroissance des faisceaux dans la tige et l'on observe les mêmes conclusions dans les recherches de PRUNET [166], GRELOT [114], BONNIER et de nombreux auteurs. On ne peut guère citer que DE MIRBEL qui en 1843 crut voir les faisceaux plus ligneux à la base qu'au sommet et en déduisit qu'ils « *partaient d'en bas* » [148-149]. DE MIRBEL basait ses conclusions sur l'observation des faisceaux complexes, et dans différents entre-nœuds. Il serait facile pour les faisceaux internes des Cucurbitacées de faire la même constatation, pourvu qu'on les examine à travers plusieurs entre-nœuds. Mais le faisceau ainsi observé ne représente pas une unité et son étude, de ce fait, n'a aucune valeur. De haut en bas, à travers un seul entre-nœud, ce faisceau diminue en volume et celui-ci n'augmente dans l'entre-nœud inférieur que par l'apport de nouveaux vaisseaux. Mais si le faisceau n'a reçu aucun nouvel élément dans son parcours, son volume est plus petit dans l'entre-nœud inférieur.

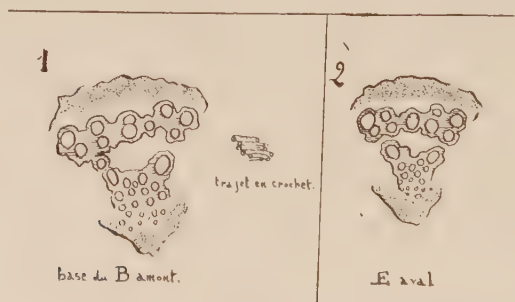


FIG. 35. — Formation du faisceau E.
Passage du faisceau B amont au faisceau E aval.

Si nous observons le faisceau B et son prolongement intercaulaire constituant à l'entre-nœud inférieur le faisceau E,

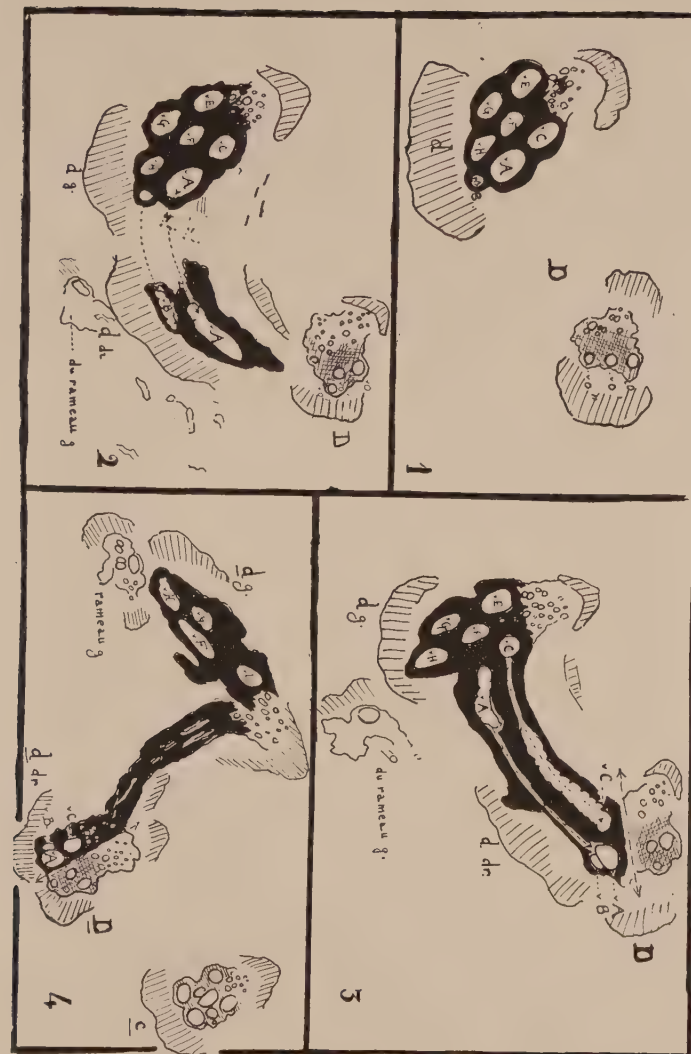


PLANCHE I.

FIG. 36. — Coupes dans le faisceau d, les faisceaux c et D.

Dessins 2, 3, 4 séparation du faisceau d en deux branches.
Dessin 4 fusion des vA et vB.



PLANCHE II.

FIG. 36. — Dessin 9, fusion de vr et vG.

Dessin 8, fusion de vi et petits vaisseaux, Coupes montrant le faisceau d séparé en deux branches, les faisceaux a et b qui les continuent ne forment pas encore un ensemble homogène.

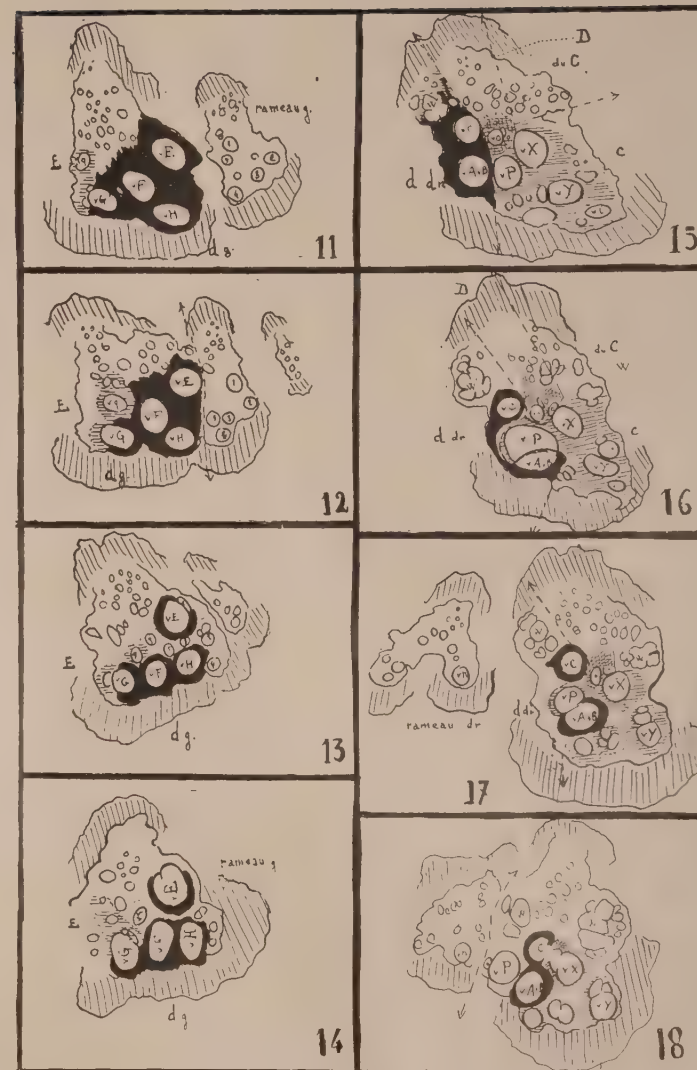


PLANCHE III.

FIG. 36. — Coupes dans le faisceau d,

On remarque dans la profondeur du faisceau b le mélange des éléments différenciés depuis le rameau et depuis la branche gauche du faisceau d ; dans la profondeur du faisceau a la séparation des éléments différenciés depuis le faisceau c ; le vaisseau vP tourne autour du vaisseau vA. (15, 16, 17, 18).

tate d'une façon générale que les anastomoses se font à la base du nœud mais sur une longueur variable (fig. 36, pl. I, II, III, IV).

Dans le faisceau *a* les vaisseaux v_A et v_B venus de la branche droite du faisceau *d* se fusionnent (coupes 3 et 4), les vaisseaux v_O et v_O' du faisceau *D* s'anastomosent à leur tour (coupes 17 et 18) puis le nouveau faisceau $v_O + O'$ s'anastomose avec v_X et la nouvelle trachée ainsi formée est mixte puisque prolongeant des éléments situés dans les faisceaux *D* et *c* (coupes 18).

On observe encore la formation d'un vaisseau mixte par anastomose du vaisseau v_P du faisceau *c* et v_n du bourgeon (coupe 18).

Dans le bois de petit diamètre, il est intéressant également d'observer de nombreuses anastomoses qui aboutissent à la formation de nouveaux éléments de grand diamètre *w* et *w'* (coupes 15 et 16). Par contre si l'on suit les éléments du faisceau *c*, on voit que de nombreux éléments de petit diamètre viennent se fusionner avec le vaisseau v_i (coupe 8) et que d'autres ne paraissent pas se différencier au-delà.

Dans le faisceau mixte *b* le vaisseau v_G du faisceau *d* s'anastomose avec le vaisseau v_r et plus bas avec le vaisseau v_q du faisceau *E*; le nouvel élément ainsi formé est donc mixte, de même que l'élément formé par la fusion du vaisseau v_E du faisceau *d* et du vaisseau v_l du rameau (coupes 13 et 14).

La reconstitution topographique des faisceaux *a* et *b* montre le xylème de gros diamètre et les anastomoses vasculaires constatées sur la série des coupes (fig. 36, pl. IV). Dans les faisceaux complexes ainsi formés les éléments se mélangent et s'insinuent les uns entre les autres : l'exemple du vaisseau v_P tournant autour du vaisseau $v_A + B$ est à ce point de vue typique et c'est au hasard de ces rencontres que semblent se faire les anastomoses entre vaisseaux d'un même faisceau ou de faisceaux de phyllorhizes différentes, pourvu qu'ils se soient différenciés dans le même temps. De cette étude nous croyons pouvoir déduire que le volume des faisceaux diminue par diminution du nombre des éléments et ce fait est imputable à deux causes :

1° *Certains vaisseaux arrêtent leur différenciation brusquement et ne se différencient pas au-delà, du moins pour le moment.* Ces arrêts de différenciation peuvent être définitifs

si la partie supérieure du vaisseau a été étirée ; dans ces conditions le dernier élément en biseau s'applique contre un autre élément plus ancien mais ne s'anastomose pas comme nous avons pu le constater pour les petits vaisseaux se terminant autour du vaisseau *vi*. D'autres fois la différenciation se prolonge et elle nous mène invariablement à une anastomose de vaisseaux. Dans ces conditions la partie supérieure du vaisseau n'est ni étirée ni détruite.

2° *Les vaisseaux s'anastomosent entre eux.*

a) Ces anastomoses se produisent à peu de choses près dans une région plus ou moins longue à la base du nœud.

b) On sait que le trajet des vaisseaux dans les faisceaux est identique dans les nœuds de même âge : de ce fait les anastomoses se font à peu près entre les mêmes éléments, mais à des hauteurs variables.

c) Ces anastomoses ne sont possibles qu'entre vaisseaux de même âge quelle que soit la phylle à la base de laquelle ils se sont différenciés.

d) Le diamètre des vaisseaux qui s'anastomosent n'est pas forcément le même et il est courant dans une coupe d'observer un vaisseau non encore lignifié, donc très récent, d'un diamètre plus réduit que les éléments plus anciens.

e) Mais on peut affirmer que presque toujours les vaisseaux de fort diamètre ont une origine mixte : 1° En effet, ils prolongent d'autres faisceaux de moyen diamètre qui se sont fusionnés avec d'autres éléments, le diamètre augmentant ainsi peu à peu mais pas indéfiniment. 2° D'autres fois ces vaisseaux paraissent brusquement dans un nœud par fusion d'éléments de petit diamètre récents.

Ainsi ces gros vaisseaux secondaires, qui paraissent propres aux lianes grimpantes ou rampantes, sont proprement des vaisseaux intercaulaires complexes ce qui rend plus intime encore la coalescence des systèmes conducteurs des phyllo-rhizes qui constituent la plante de Cucurbita pepo.

La différenciation est basipète pour les gros éléments secondaires et comme pour les autres éléments se fait par étapes nodales.

Cette notion, si facile à constater dans l'étude de la jeune tige, donc de ses vaisseaux et éléments primaires, devient

plus difficile à mettre en évidence pour les gros vaisseaux dans la tige adulte. L'étude par transparence ne donne pas un matériel de choix, du fait que la différenciation ligneuse peu poussée ne permet pas d'isoler optiquement le vaisseau en train de se former. Mais si l'on examine des séries de coupes, les gros vaisseaux en train de se différencier se présentent sous forme d'une lacune aux bords réguliers situés à la périphérie dans l'assise génératrice secondaire. Les bords de la lacune se lignifient bientôt et le vaisseau fixe les colorants acides avec d'autant plus d'intensité que la lignification est plus poussée.

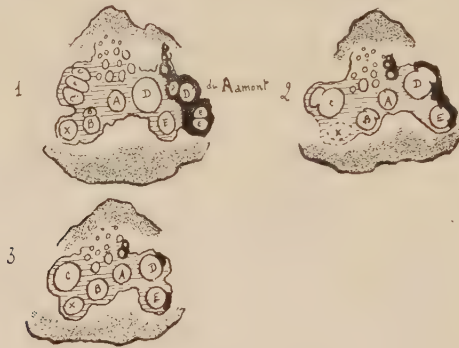


FIG. 37. — Le vaisseau vX lignifié au sommet de l'entre-nœud (1) ne l'est plus au milieu (2) mais l'est de nouveau au bas. (3). La différenciation est basipète et se fait par étapes nodales.

Nous nous souvenons que, dans l'étude du système conducteur de la jeune tige, la lignification se faisait pour la tige dans le sens basipète mais par étapes dans les zones nodales. La figure 37 montre trois coupes du faisceau d d'un même entre-nœud à des niveaux différents. Au sommet de l'entre-nœud (coupe 1) dans la partie gauche composée d'éléments prolongeant les vaisseaux du faisceau a amont les vaisseaux sont tous parfaitement constitués. Dans la coupe 2 de la zone médiane de l'entre-nœud le vaisseau vX n'est pas lignifié, tandis qu'on observe de nombreuses anastomoses entre les éléments venus du faisceau A amont et ceux du faisceau a amont, et la formation des vaisseaux mixtes vD et vE . Plus bas (coupe 3) la lignification est de nouveau perceptible et le vaisseau vX paraît normalement constitué. Cet exemple, choisi entre de nombreux autres, frappe l'observation dès qu'on exa-

mine des séries de coupes. Si l'on sait que la différenciation est basipète on ne doit pas perdre de vue qu'elle se fait de haut en bas du végétal par étapes et que *la lignification gagne d'abord les zones nodales* en formant de véritables systèmes nodaux. En effet dans l'entre-nœud amont le faisceau νx est nettement lignifié durant toute la longueur de l'entre-nœud, puis ce vaisseau prolongé se lignifie d'abord dans les nœuds inférieurs, puis dans les zones internodales.

Au cours de cette différenciation basipète le vaisseau rencontre d'autres vaisseaux en train de se différencier avec lesquels il peut alors s'anastomoser formant un vaisseau mixte qui se poursuit toujours plus bas.

Au total :

1° La différenciation des vaisseaux secondaires de gros diamètre est basipète comme pour les vaisseaux primaires ou secondaires anciens de petit diamètre.

2° *La lignification se produit par étapes, dans les zones nodales d'abord, puis à travers les entre-nœuds.*

3° Les gros vaisseaux secondaires paraissent poursuivre leur lignification d'une façon constante ; ils s'anastomosent avec des éléments de même âge, mais jamais pour le moment nous ne les avons vus se terminer brusquement par un élément en biseau, ce qui était quelquefois le cas pour des éléments primaires. De sorte que le système vasculaire de gros diamètre diffère en ce sens du système primaire. Ce sont des vaisseaux intercaulaires complexes où le stimulus se conserve et ne permet aucun arrêt dans la différenciation, cela jusque dans la racine.

E. Les anastomoses transversales.

Historique (pour les Cucurbitacées).

Dans les différents diagrammes donnés par les auteurs qui se sont occupés des Cucurbitacées, les anastomoses latérales ou transversales sont figurées par de simples traits d'union entre les faisceaux au niveau des nœuds. DUTAILLY [90, 91], qui s'occupe de la topographie des faisceaux d'après les squelettes obtenus par rouissage, en donne un schéma d'ensemble exact mais sans en chercher la nature et celle des éléments

qui les composent. LOTAR [*loc. cit.*, p. 35-36] en 1881, par contre, dans la description du nœud des Cucurbitacées parle d'arcs de renforcement. C'est ainsi que, par exemple, son faisceau A¹ (qui représente notre faisceau *a* du cycle interne) « émet, dit l'auteur, un arc horizontal, qui procède au renforcement du faisceau A⁴ (lequel correspond à notre faisceau *e*), plus rarement au renforcement du faisceau 2 (qui représente d'après le dessin de LOTAR la base du faisceau *B* et le début du faisceau *E*). Sur ce premier arc horizontal vient s'insérer un autre arc de renforcement qui vient compléter la moitié droite restante du faisceau 4 (base de notre faisceau *C*) ». LOTAR décrit ainsi la région anastomotique qui représente sur notre schéma 6 la base des faisceaux *B*, *b*, *C*, *c*, *D* donnant en aval les faisceaux *E*, *e*, *A* et *a* (fig. 18 par exemple). Il fait d'ailleurs les mêmes observations sur la partie symétrique du côté gauche. Les anastomoses transversales constituent donc pour lui des « arcs de renforcement » sur la nature desquels il ne s'explique d'ailleurs pas, mais dont il constate qu'ils sont caractéristiques et constants, ce que nous avons pu observer également.

ZIMMERMANN [*loc. cit.*] qui figure ces zones nodales par des traits clairs sur ses diagrammes, remarque toutefois dans ses conclusions (p. 90) « que les faisceaux qui semblent se correspondre, au-dessus et au-dessous du nœud, dans les entre-nœuds superposés ne sont pas toujours constitués par les mêmes vaisseaux, mais que dans le nœud les faisceaux distribuent leurs vaisseaux dans un ou plusieurs voisins ».

MANTEUFFEL observe que, dans le nœud où il est d'avis de chercher la solution du problème de la structure des Cucurbitacées, « les faisceaux grands comme les petits sont réunis par des anastomoses latérales ; que les grands faisceaux sont pour la plupart réunis entre eux et les petits avec les grands avoisinants ». « Mais on peut, ajoute l'auteur, voir, même à l'œil nu, que les vaisseaux d'un faisceau obliquent dans l'anastomose, vont dans le faisceau voisin et l'accompagnent. Les anastomoses de ce genre donnent d'après la terminologie d'Arthur MEYER de vraies liaisons de faisceaux en opposition aux ponts de faisceaux formés de trachées très courtes collées aux deux tubes de faisceaux différents et s'évasant de haut en bas ». C'est donc le travail de MANTEUFFEL qui semble le plus près de nos observa-

tions ; cet auteur ajoute d'ailleurs (p. 254) que dans les vieux nœuds au-dessous et au-dessus on rencontre d'autres anastomoses.

Evolution des anastomoses transversales dans la tige.

Il nous paraît utile de rappeler l'ordre d'apparition des anastomoses latérales depuis la jeune tige jusqu'à la tige adulte.

1° *Dans le Bourgeon terminal* (schéma 3) on rencontre primitivement :

a) au nœud 3 : 3 anastomoses transversales reliant les faisceaux *D, E, A* aux faisceaux *a, b, c* ; elles sont constituées par le parcours transverse au cours de la différenciation basipète des éléments des faisceaux *D, E* et *A* ;

b) au nœud 4 : on trouve de plus des anastomoses nouvelles reliant le faisceau *b* au faisceau *a* aval, le faisceau *a* amont au faisceau *e* aval et la base du faisceau *E* amont au sommet du faisceau *c* aval. Ces trois anastomoses transversales sont formées d'éléments courts, mais alors que les séries reliant le *a*³ au *e*⁴ et le *b*³ au *a*⁴ paraissent avoir une nature trachéidale ; la série reliant le faisceau *E* au *c*⁴ paraît représenter un système nodal. Nous leur avons donné dans l'ensemble le nom de plexus intercaulaires (schéma 3) ;

c) au nœud 5 : les mêmes anastomoses se retrouvent, mais on y voit apparaître deux séries transversales reliant respectivement la base du faisceau *A*⁴ au sommet du faisceau *d*⁵ aval et le faisceau *d*⁴ au faisceau *a*⁵ aval. Alors que la deuxième série paraît d'origine trachéidale, les éléments de la première paraissent correspondre à un système nodal (schéma 3).

2° *Dans la tige adulte* les anastomoses transversales constatées persistent, excepté celle reliant la base du faisceau *a* au faisceau *e* amont (voir schéma 6). Mais il est curieux d'observer qu'elles ne correspondent plus qu'à un seul type : *elles sont formées par des trajets obliques de vaisseaux dans leur différenciation basipète.*

D'autre part de nouvelles anastomoses paraissent encore de *c* vers *e* où il y a formation d'un *chiasma* et de *d* vers *c* formant un autre *chiasma*.

L'étude de ces chiasma, si difficile à suivre dans les séries de coupes transversales, à cause des échanges et du trajet plus ou moins sinueux des vaisseaux, est remarquablement mise

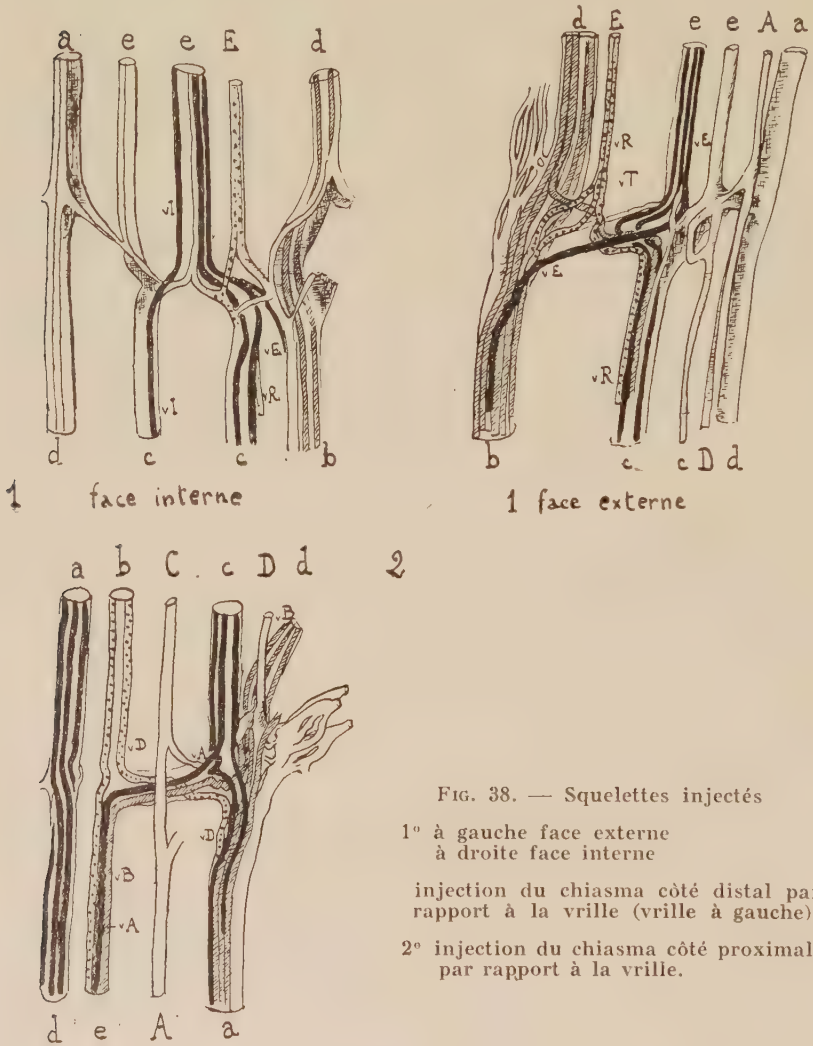


FIG. 38. — Squelettes injectés

1° à gauche face externe
à droite face interne

injection du chiasma côté distal par rapport à la vrille (vrille à gauche).

2° injection du chiasma côté proximal par rapport à la vrille.

en évidence par les squelettes injectés. Il est en effet très aisé d'observer sur la figure 38, dans le chiasma distal par rapport à la vrille (qui dans ce cas est à gauche) les croisements des vaisseaux E_v injecté de bleu prolongeant un vaisseau du

faisceau *e* et ν_R injecté de jaune se différenciant depuis le faisceau *E*. Les deux autres éléments ν_T injectés de bleu dans le faisceau *e* (branche gauche) ont un trajet sinueux en crochet caractéristique qui nous est familier d'après nos dessins par transparence. La face interne de cette même région anastomotique montre qu'un vaisseau ν_I de la branche gauche du faisceau *e* se prolonge dans la branche droite du faisceau *c*, ce que l'étude des coupes nous avait déjà montré, les dédoublements ne se correspondant pas comme nous le verrons.

Le dessin 2 de la figure 38 permet d'examiner la structure du chiasma du côté proximal par rapport à la vrille. Le vaisseau ν_D du faisceau *b* qui se différenciant vers le faisceau *a* aval croise un vaisseau ν_A du faisceau *c* vers le faisceau *e*, mais de plus un vaisseau ν_B du faisceau *d* suit ce même trajet vers le faisceau *e* aval. C'est là une « liaison de faisceaux » nouvelle et nous en voyons paraître ainsi de plus en plus dans la tige avec l'âge.

Tel est donc, dans la tige adulte, l'état des anastomoses transversales : elles correspondent aux trajets obliques plus ou moins horizontaux et sinueux de vaisseaux changeant de faisceaux.

Si l'on étudie l'évolution de ces anastomoses on voit que primitivement trois seulement étaient constituées par le trajet oblique d'un élément passant du cycle externe au cycle interne. D'autres que nous avons appelées systèmes nodaux, en se différenciant en aval et en amont, ont eu très rapidement la même origine, mais certaines d'entre elles ont été précédées de séries transversales de trachéides s'appuyant par leurs éléments terminaux évasés (fig. 39 A) contre les vaisseaux des faisceaux voisins. Il est peu probable que ces éléments se soient différenciés dans la suite en amont et en aval comme les systèmes nodaux. Il paraît plus certain que, accolés à ces séries, des vaisseaux se sont différenciés de haut en bas par la suite, ce qui nous explique pourquoi, dans la tige adulte, ces régions anastomotiques sont constituées par des vaisseaux se suivant en haut et en bas. Le nouveau vaisseau, en comprimant les tissus aux dépens desquels il se forme, crée une assise génératrice et l'anastomose s'accroît en volume par le nombre des vaisseaux qu'elle contient. *De sorte que le rôle des trachéides n'est pas seulement de mettre en communication des vaisseaux de faisceaux différents par un simple contact ; elles jalonnent le passage du vaisseau futur.*

Ces trachéides d'ailleurs ne sont pas totalement absentes dans les nœuds de la tige adulte, et l'étude comparée de frag-

ments d'âge croissant nous montre effectivement que leur place est plus tard occupée par un vaisseau se différenciant de haut en bas.

Dans la figure 17 une série de trachéides, indiquée en pointillé, relie les bases des faisceaux *D* et *c*. Dans la figure 23 un vaisseau $\nu 0'$ occupe le trajet de cette anastomose et se différencie de *D* vers *c*. Les deux phases de l'évolution de cette région anastomotique, que la tige adulte permet d'observer nettement parce qu'elle se trouve située un peu au-dessus du nœud, donc isolée, sont indiquées dans la figure 39 A et B. Dans la deuxième phase les trachéides persistent plus ou moins étirées d'ailleurs par l'accroissement en épaisseur de l'organe.

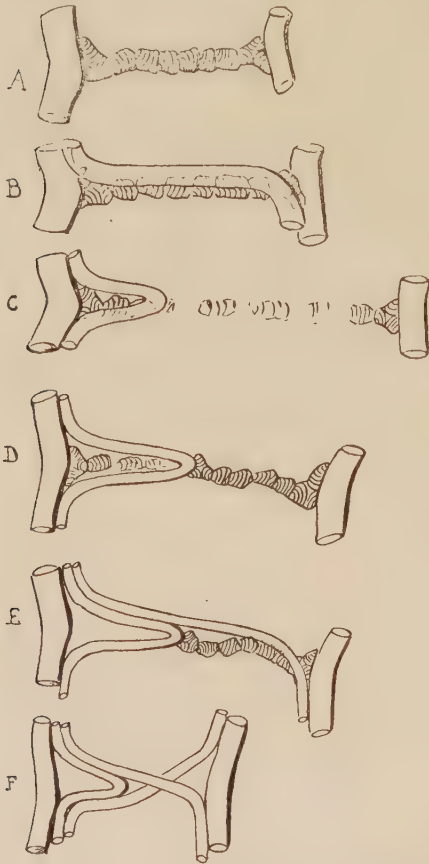


FIG. 39. — Formation des anastomoses transversales, des vaisseaux en crochet et des chiasmas.

L'évolution d'une deuxième anastomose est encore plus typique chez les Cucurbitacées. En effet de l'extrémité en crochet du vaisseau νY à la base du faisceau *B* se détache une série de trachéides vers le faisceau *e* inférieur (fig. 17). Plus tard le trajet de ces trachéides est occupé par un vaisseau se différenciant de *B* vers *e* (fig. 18).

Le vaisseau νE , qui se continue de la base du faisceau *e* vers le faisceau *b*, est aussi précédé d'une série de trachéides qui jalonne le même trajet de la pointe du crochet formé par le vaisseau νQ au faisceau *b* dans la figure 25. Les deux phases

de l'histoire de cette anastomose sont dessinées (fig. 39 D et E).

Mais si l'on observe la formation d'un vaisseau en crochet, il est probable que l'élément vasculaire s'est différencié sur un jalon de trachéides, et peut-être par suite de la rupture de celui-ci, ne pouvant atteindre le faisceau voisin, il est revenu s'accoler contre les éléments dont il s'était détaché. La présence de trachéides à l'intérieur de la boucle formée par le vaisseau en crochet semble confirmer cette hypothèse (fig. 39 C). Le même trajet pouvant être utilisé pour un vaisseau se différenciant en sens inverse, la région anastomotique devient un chiasma (fig. 39 E).

Conclusions.

En résumé les anastomoses transversales ont une double origine primitive, suivant qu'elles ont été occupées dès le début par le trajet d'un vaisseau se différenciant dans le sens basipète (ou par une partie de ce vaisseau différencié seulement au niveau du nœud et constituant de ce fait un système nodal avancé), ou que leur place a été occupée tout d'abord par une série de trachéides.

Dans ce cas :

1° La série est restée entière et le vaisseau différencié dans la suite s'en est servi comme d'un pont se continuant ainsi dans un faisceau voisin (39 B).

2° La série s'est brisée et le vaisseau différencié dans la suite est revenu vers le faisceau d'où il était parti (39 C).

3° Mais si, de la pointe du crochet ainsi formé, une série de trachéides se constitue (39 D), le pont peut être utilisé à son tour et les nouveaux éléments passent ainsi d'un faisceau à l'autre (39 E).

4° Le jalonnement pouvant être utilisé en sens inverse il y a formation d'un chiasma (39 F).

5° La compression des tissus permet le cloisonnement d'une assise génératrice et le plexus intercaulaire devient de plus en plus volumineux et riche en vaisseaux qui prolongent en aval des éléments situés dans différents faisceaux supérieurs.

6° Les vestiges des trachéides primitives ne se retrouvent pratiquement plus mais d'autres trachéides, dites de conjonction, sont accolées aux éléments des faisceaux, principalement

aux sinus que font ceux-là en se séparant ou s'accolant. Leur forme est généralement triangulaire et NATHAN leur a donné le nom de trachéides en chausson ou cellules trigones.

7° Les trajets transverses, obliques, les chiasmas se retrouvent identiques dans les fragments de même stade d'évolution.

8° Dans l'ontogénie du végétal les anastomoses transversales sont constituées par les prolongements intercaulaires des faisceaux des différentes phylles ; et le système conducteur de la tige dans son intégrité n'est sous la dépendance que de la formation des phylles.

F. Les faisceaux réduits.

Les faisceaux réduits n'existent pas dans la tige de *Cucurbita pepo* au sens strict que leur donne ZIMMERMANN [*loc. cit.*, p. 19]. Ils sont caractérisés, dit cet auteur, par leur manque de phloème interne ou par leur développement moindre que celui des faisceaux normaux. D'autre part ces faisceaux « *manquent souvent totalement de xylème angustivasal* ». Ces faisceaux typiques qui ne se rencontrent pas d'ailleurs dans toutes les Cucurbitacées sont situés dans le cycle interne et ce sont les faisceaux Para anodique et Para cathodique portant dans notre terminologie respectivement les lettres *e* et *c*. De ces deux faisceaux, constate encore l'auteur, c'est le faisceau *c* qui est le plus réduit et manque dans certaines espèces telles que *Adenopus* et la plupart des *Momordica*.

L'étude de ces deux faisceaux dans la tige adulte nous montre qu'ils possèdent, chez *Cucurbita pepo*, du liber interne et du « bois angustivasal » comme les autres faisceaux. On est toutefois frappé par un fait, c'est que, tandis que les autres faisceaux internes ont un volume à peu près constant, le leur est très variable, plus petit ou plus grand suivant que la tige est plus jeune ou plus âgée. Si nous nous reportons à la formation de la jeune tige, le faisceau *c* paraît avec la naissance de la troisième phylle en amont, tandis que le faisceau *e* se forme avec l'apparition de la quatrième phylle amont.

Dans l'entre-nœud 4 les deux faisceaux qui possèdent le moins d'éléments sont les faisceaux *e* et *d*, mais avec l'apparition de nouvelles phylles le faisceau *d* qui prolonge le fais-

ceau *a* et reçoit d'ailleurs d'autres éléments du faisceau *A* augmente de volume de même que le faisceau *e* qui prolonge le faisceau *b* et quelques éléments du faisceau *C* amont. Dans le même temps le faisceau *c*, prolongeant le faisceau *e* et des éléments des faisceaux *A* et *E*, augmente également, mais moins rapidement. Les trois faisceaux *c*, *d*, *e* ont de ce fait la même importance. Puis, à un niveau inférieur encore, le faisceau *d* a un volume plus développé que les faisceaux *e* et *c* qui sont alors réduits, dans ce sens qu'ils possèdent moins d'éléments, mais on y constate toujours la présence de bois « angustival » et de liber périmédullaire.

Il suffit de consulter le schéma 6 pour s'apercevoir que, des faisceaux *d* et *e* qui prolongent respectivement les faisceaux *a* et *b*, c'est le faisceau *d* qui aura le plus gros volume, car le faisceau qu'il continue paraît recevoir plus d'éléments que le faisceau *b*. Quant au faisceau *c*, il prolonge le faisceau *e* qui, comme nous le savons, diminue de volume de haut en bas de sorte que le faisceau *c* sera plus réduit que le faisceau *e*. La figure 11 d'une coupe transversale d'un entre-nœud dont la feuille et le rameau amont ont été injectés montre, en effet, que ce sont les faisceaux *e* et *c* qui contiennent le plus petit nombre d'éléments. Mais nous avons dit que ce fait n'est pas absolu et que ces deux mêmes faisceaux peuvent être très développés par rapport aux autres faisceaux du cycle interne, comme c'est presque le cas à la figure 15, où seuls les faisceaux *a* et *b* ont autant d'éléments, et dans certains entre-nœuds ces mêmes faisceaux seront si développés qu'ils se dédoubleront.

G. Dédoublement des faisceaux.

Nous nous souvenons que, d'après LOTAR, PETERSEN, le nombre des faisceaux est constant pour une espèce donnée. Mais, observe ZIMMERMANN, il est indispensable de couper à une certaine distance du nœud qui est le siège de dédoublements (1). Ceux-ci se poursuivent plus ou moins loin en amont et en aval, ce que nous avons pu constater d'ailleurs souvent précisément dans le passage du faisceau *e* au faisceau *c*.

(1) Nous appelons dédoublement la division en deux ou plusieurs tronçons d'un faisceau, par suite du cloisonnement d'une lame cellulosique entre ses éléments lignifiés.

Pour FISCHER, qui suppose que le nombre des faisceaux n'a pas grande valeur pour la systématique, il avoue avoir observé que « chez beaucoup d'espèces il y a des faisceaux réduits » qui dans les différents entre-nœuds de la même tige « peuvent se diviser » de façon diverse de sorte que le nombre des faisceaux n'est pas constant.

Ce sont donc les faisceaux portant les lettres *e* et *c* qui, suivant les cas, sont réduits ou dédoublés. La plupart des auteurs l'acceptent, mais ils admettent aussi que d'autres faisceaux internes ou même externes puissent se dédoubler.

1° Etude d'un fragment de tige présentant des dédoublements.

Nous examinerons un squelette dans ses entre-nœuds successifs, dans le second tiers d'une zone assez âgée d'une tige de *Cucurbita pepo*, mais non suffisamment proche de la base du végétal, pour nous donner le droit de l'appeler adulte et la considérer comme normale.

Le plus rapide examen du squelette nous montre que c'est le faisceau *e* qui se dédouble le premier, puis le faisceau *c*, et que le dédoublement du faisceau *c* n'a d'autre cause que celui du faisceau *e* ; ce à quoi nous pouvions nous attendre puisqu'il en est la continuation visuelle.

Dans une observation de haut en bas d'une série d'entre-nœuds de plus en plus âgés, nous constatons (fig. 40 B) :

A) *Entre-nœud 1.* — Nous trouvons 11 faisceaux ligneux au total : nous parlons de faisceaux ligneux car le faisceau dédoublé n'est divisé en deux que dans sa partie ligneuse ; le liber externe et interne, quoique marquant cette séparation par un étranglement, présente cependant une solution de continuité.

Dans les 6 faisceaux internes c'est le faisceau *e* qui est dédoublé sur tout son parcours. Ses deux branches comprennent des vaisseaux différenciés à la suite des éléments des faisceaux *C* et *b* amont, mais le tronçon gauche semble constitué surtout par des éléments prolongeant le faisceau *C*.

Dans le même entre-nœud le faisceau *c* amorce un début de dédoublement, mais redevient homogène comme c'était le cas dans la figure 23 par exemple.

faisceau *c* qui prolonge le faisceau *e* précédent. On voit que c'est la branche gauche du faisceau *e* qui se dédoublant donne les branches gauche et médiane du faisceau *c*. D'autre part la branche gauche reçoit des éléments venus de la branche droite du faisceau *e* amont et des vaisseaux différenciés à la suite du faisceau *A*¹.

Les trois branches ainsi formées sont isolées sur tout leur parcours et la plus externe est la médiane, tandis que la branche gauche est la plus profonde. On remarque au niveau du nœud dans le passage du faisceau *e*¹ au faisceau *c*² un véritable chiasma, et à la base de l'entre-nœud des anastomoses transversales laissent passer des éléments de la branche gauche à la branche médiane et de la branche médiane à la branche droite. Dans le nœud III les éléments du faisceau *c*² se poursuivent dans le faisceau *a* ce qui constitue un trajet normal, mais certains se différencient dans le faisceau *A*³ et la tige se complique ainsi de plus en plus.

C) *Entre-nœud 3.* — Dans le cycle interne le faisceau *e* est dédoublé ce qui porte à 11 le nombre des faisceaux de cet entre-nœud. La branche gauche, qui est surtout composée de vaisseaux du faisceau *C*², est plus externe que la branche droite.

D) *Entre-nœud 4.* — Nous y comptons 14 faisceaux au total, dont 9 dans le cycle interne. Les faisceaux *a*, *b* et *d* sont entiers, mais les faisceaux *c* et *e* sont détriplés et le liber lui-même des trois branches est nettement séparé.

Le faisceau *c* prolonge le faisceau *e*³ qui était dédoublé ; à son sommet dans le nœud un chiasma laisse se croiser les éléments des branches droite et gauche du faisceau *e* amont, de sorte que la branche gauche du faisceau *c*⁴ comprend des éléments des tronçons droit et gauche du faisceau *e*. Vers le milieu de l'entre-nœud une anastomose transversale permet le passage de vaisseaux de la branche gauche à la branche droite sous le tronçon médian qui est externe.

Le faisceau *e*⁴ est également détriplé : sa branche gauche comprend surtout des trachées des faisceaux *C* et *c* amont, sa branche méd. des vaisseaux des faisceaux *C* et *b* comme sa branche droite d'ailleurs.

E) *Entre-nœud 5.* — Le seul faisceau détriplé est le faisceau *c* qui prolonge le faisceau *e*⁴ lui-même détriplé en amont. Si les branches paraissent se prolonger, il existe dans les anas-

tomoses transversales des échanges de vaisseaux entre les branches voisines de sorte que les dédoublements ne se correspondent pas.

F) *Entre-nœud 6.* — Cet entre-nœud nous présente les 10 faisceaux normaux en disposition typique : 5 externes et 5 internes.

2° Causes du dédoublement.

On remarque tout d'abord que le faisceau *c* n'est dédoublé en général que si le faisceau *e* amont l'était ; mais le faisceau *e* lui-même prolonge le faisceau *b* et celui-ci n'est pas dédoublé ; il faut cependant remarquer que ce faisceau est très développé et que ses éléments s'organisent en profondeur comme les faisceaux *d* et *a*.

Nous ne pouvons attribuer l'apport vasculaire qui détermine le dédoublement qu'à des faisceaux d'origine intercaulaire, puisque ce sont les faisceaux e et c, et leurs éléments qui constituent les branches du dédoublement ; deux causes sont à considérer :

1° apport d'éléments de faisceaux externes caulaires ou intercaulaires, donc de toutes façons de phylles voisines ;

2° apport d'éléments différenciés depuis les rameaux.

Nous nous proposons pour y répondre de donner un tableau figurant les bourgeons (gros, moyens ou petits) et les dédoublements aux différents nœuds et entre-nœuds. (Tableau II).

TABLEAU II.

Nœud I	Moyen bourgeon	
Entre-nœud 1		<i>e</i> dédoublé
Nœud II	Moyen	
Entre-nœud 2		<i>c</i> triplé
Nœud III	Gros	
Entre-nœud 3		<i>e</i> doublé
Nœud IV	Petit	
Entre-nœud 4		<i>e</i> triplé
Nœud V	Moyen	<i>c</i> triplé
Entre-nœud 5		<i>c</i> triplé
Nœud VI	Gros	
Entre-nœud 6		structure normale

Les bourgeons des nœuds II et III sont les plus développés. Le bourgeon IV est le plus petit. Ce ne peut être l'entre-nœud directement inférieur qui représente un dédoublement, car nous savons que les éléments des bourgeons se différencient dans les faisceaux *a* et *b* de la tige mère. Si nous considérons le faisceau *b* qui ne se dédouble jamais, du moins dans une tige de cet âge, mais s'organise en profondeur, il se poursuit par le faisceau *e* qui se dédouble. De sorte que les conséquences d'un apport d'éléments de rameaux provoqueront dans le deuxième entre-nœud au-dessous le dédoublement du faisceau *e* et au troisième en aval le dédoublement du faisceau *c*.

Mais si l'on considère la partie des éléments du bourgeon qui se différencie le long du faisceau *a*, ce faisceau se poursuit par le faisceau *d* qui participe à la formation des faisceaux *b* et *a* aval. La branche du faisceau *d* qui se dirige vers le faisceau *b* est plus importante et, dans leur différenciation basipète, les éléments du bourgeon provoqueront le dédoublement du faisceau *e* qui se différencie à la suite du faisceau *b*.

Au total, le corollaire de ces deux notions est qu'il faut chercher la cause ontogénique du dédoublement du faisceau *e* dans un gros bourgeon situé au deuxième nœud en amont ou au 4^e nœud en dessus. Bien entendu des deux causes la plus directe prédomine, c'est-à-dire que la présence d'un gros bourgeon agira surtout sur le faisceau *e* du deuxième entre-nœud en aval.

On remarque, en effet, que le gros bourgeon III a provoqué les dédoublements du *e*⁴ et *c*⁵ et que le petit bourgeon IV n'a pas provoqué le dédoublement du *e*⁵ ni du *c*⁶ qui sont entiers.

Les faisceaux externes ne sont pas dédoublés.

La figure 40 A montre un faisceau *e* détripilé et les éléments qui participent à la formation de ses trois branches.

On y voit que si la branche droite est uniquement formée par des vaisseaux du faisceau *b* amont, les branches médiane et gauche sont constituées par des éléments des faisceaux *C* et *b*. Alors que la branche droite garde une place nettement interne sur une coupe transversale, la branche gauche peut être parfois un peu plus en arrière, mais le tronçon médian est souvent nettement externe. Si l'on se contente d'étudier la topographie des faisceaux par les coupes, on trouve dans

ce cas 6 faisceaux dans le cercle externe et autant dans le cercle interne. Ce fait explique comment LOTAR qui parle des dédoublements des faisceaux admet (p. 44) que le faisceau angulaire 4, qui n'est autre que notre faisceau A, se dédouble parfois. Mais alors, dit LOTAR, qui étudie l'anatomie du système conducteur de haut en bas, l'un des lobes est confondu avec un gros faisceau anastomotique voisin. En fait LOTAR prend pour un lobe du faisceau A ce qui est en réalité le produit du dédoublement du faisceau *e* voisin. Dans le cas de détriement du faisceau *c* on pourrait de la même façon sur une coupe transversale admettre que la branche médiane du faisceau *c* puisse être le produit du dédoublement du faisceau externe *C* ou *D*. *En fait les faisceaux externes ne se dédoublent pas, mais il existe des branches des faisceaux internes complexes intercaulaires qui empruntent un trajet plus ou moins externe.*

Mécanisme des dédoublements.

La même figure 40 A nous montre dans le passage du faisceau *e* au faisceau *c* que les branches ne se correspondent pas, que les éléments de la branche droite du *e* ne se différencient pas forcément dans la branche droite du faisceau *c*, mais peuvent se distribuer dans les branches gauche et médiane. Cette constatation nous prouve que les dédoublements se font de façon assez fantaisiste. On aurait pu croire que les dédoublements séparent des éléments différenciés à la suite de vaisseaux situés dans les phylles différentes ; on voit qu'il n'en est rien car on sait que les vaisseaux se mélangent dans les fusions de faisceaux, qu'ils s'anastomosent et ceci en fonction d'un seul facteur : ils doivent être de même âge. Le dédoublement procède ainsi : sur une coupe transversale c'est d'abord le bois secondaire le plus récent qui se dédouble (fig. 32), puis la lame cellulosique s'avance dans le grand axe du faisceau pour séparer celui-ci en deux tronçons plus ou moins inégaux. Lorsque le faisceau est détrié une lame cellulosique s'enfonçant en biais dans une des deux branches semble pousser un tronçon nouveau vers la périphérie et le trajet des vaisseaux qui composent ce dernier devient insensiblement externe.

Conclusion.

On peut conclure de ces observations :

A) Que seuls certains faisceaux d'origine interne sont dédoublés et que les faisceaux surnuméraires du cycle externe, s'il en existe, sont détachés d'un faisceau interne voisin.

B) Que le premier faisceau interne dédoublé est le faisceau *e* auquel fait suite le *c*.

C) Que le faisceau *c* est toujours dédoublé, s'il est précédé d'un faisceau *e* dédoublé.

D) *Que la cause du dédoublement a pour origine un bourgeon latéral important situé au deuxième nœud au dessus, cause à laquelle peut s'ajouter un bourgeon du quatrième nœud au dessus.*

E) De ces deux causes, la plus voisine est dominante.

F) Que le faisceau se divise par une lame cellulosique séparant d'abord les éléments de gros diamètre et que les tronçons ne correspondent pas à la séparation de vaisseaux de phylles différentes.

Cet ensemble de faits, tout en nous montrant la différenciation basipète des éléments dans la tige, nous confirme que le cycle interne est proprement intercaulaire et que la coalescence des systèmes conducteurs des phylles amont est si intense que leur étude est de plus en plus difficile par suite d'anastomoses ou dédoublements de faisceaux, échanges de vaisseaux et enfin anastomoses de ceux-ci. Mais ils nous révèlent de façon éclatante *que la différenciation du système conducteur n'est que sous la dépendance de la formation de phylles qui, pour le cas étudié, sont situées surtout dans les rameaux latéraux.*

III. — CONSÉQUENCES DANS LA TIGE DE L'ABLATION DE LA PARTIE APPENDICULAIRE A PEINE ÉBAUCHÉE DE CERTAINES PHYLLES.

DAUPHINE a démontré expérimentalement l'existence du rapport vasculaire entre la feuille et la racine. En lésant la gemmule de façon à détruire certaines ébauches foliaires épicotylées, il observa en 1925 [78] que « *à l'absence de ces feuilles, correspond dans la racine l'absence de groupes vasculaires plus ou moins importants* ». En 1926, obtenant la croissance de radicules séparées [79], il y observe (chez la courge) la formation des vaisseaux primaires suivant les lois de l'évolution vasculaire, tandis que la différenciation secondaire, qui est sous la dépendance de l'apparition des feuilles, ne se fait pas.

Nous nous proposons d'étudier dans la tige de *Cucurbita pepo* les résultats de l'ablation d'une feuille alors qu'elle était encore assez jeune (de 4 millimètres de longueur environ) de façon à ce que la différenciation vasculaire ait commencé à s'ébaucher. Après 25 jours alors que d'autres phylles au nombre de 10 environ s'étaient formées dans la région amont, nous avons pratiqué des coupes en séries dans les entre-nœuds inférieurs par rapport à la feuille lésée. C'est ainsi que nous pourrions étudier les faisceaux caulaires et les faisceaux inter-caulaires qui leur font suite en aval.

I. Etude des faisceaux caulaires de la phylle lésée.

On peut remarquer tout d'abord que la morphologie de la tige a été plus ou moins perturbée ; c'est ainsi que les angles qu'occupent les faisceaux *A*, *B* et *C* sont moins saillants du côté de la feuille lésée, tandis que la face opposée à la feuille paraît normalement constituée (fig. 41, I).

Des trois faisceaux qu'empruntent les éléments caulaires, à savoir les faisceaux *A*, *B*, *C*, les faisceaux *B* et *C* sont les plus réduits. Le faisceau *A* a approximativement le même volume que les faisceaux intercaulaires *D* et *E* car on sait qu'il est d'origine caulaire et intercaulaire. Les éléments caulaires réduits à un très petit nombre ne sont pas repérables dans le faisceau *A*, tandis que les faisceaux *B* et *C*, qui sont cons-

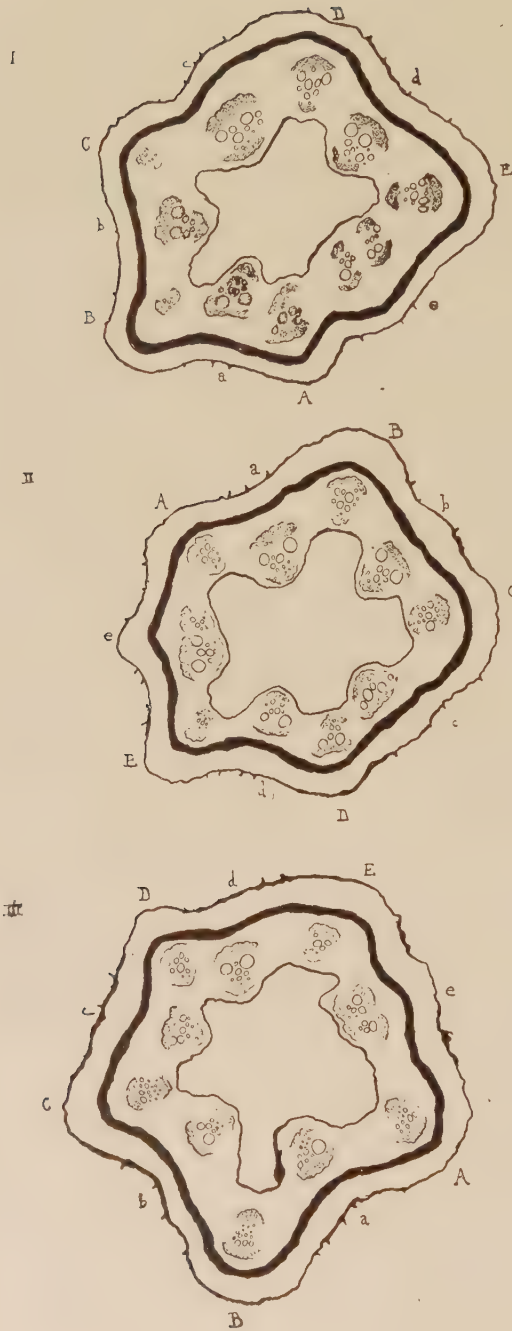
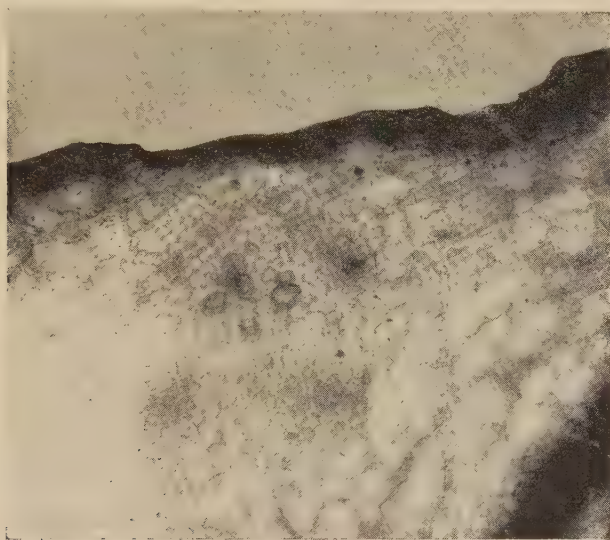


FIG. 41. — Coupes dans les 3 entrenœuds inférieurs après lésion d'un phylle.

Dans la coupe I les faisceaux caulaires *B* et *C* sont réduits aux éléments anciens ; la lésion est encore perceptible dans le faisceau *E* de la coupe II tandis qu'on remarque dans la coupe III que les faisceaux *a*, *b*, *c*, sont plus réduits que les faisceaux *d* et *e*.

titués uniquement d'éléments caulaires, se montrent sous une forme typique et une organisation anormale (microphoto 8).

Ils sont constitués par quelques éléments de petit diamètre au nombre de 4 ou 5 en moyenne autour desquels les cellules ne sont pas lignifiées. L'assise génératrice à la base du liber externe n'est formée que de quelques cellules cloisonnées tangentiellement. Quant au liber externe ou interne, il se trouve réduit de même à un petit nombre de cellules nacrées en train de se cloisonner. En définitive nous sommes en présence des vestiges d'un faisceau aux débuts de sa formation, où les rares éléments ligneux représentent les quelques vaisseaux qui existaient lorsque la feuille a été supprimée.



MICROPHOTOGRAPHIE 8. — Etude du faisceau caulaire B^1 d'une phylle lésée. Ce faisceau est caractérisé par l'absence de gros vaisseaux et de cloisonnements secondaires.

2. Etude des faisceaux intercaulaires prolongeant les faisceaux caulaires de la phylle lésée.

Dans le deuxième entre-nœud en aval (fig. 41, II) les faisceaux de la région caulaire de la phylle coupée se prolongent par les faisceaux externes intercaulaires D^2 , E^2 , A^2 . Le faisceau intercaulaire D^2 qui prolonge le faisceau A^1 présente une

structure à peu près normale du fait que le faisceau A^1 était constitué par des éléments intercaulaires de la phylle supérieure à celle lésée. Son étude comme celle du faisceau mixte A^2 de ce même entre-nœud est de ce fait d'une interprétation difficile et peu objective. Il n'en est pas de même pour le faisceau E^2 qui prolonge exclusivement le faisceau caulaire B^1 . Il est réduit à peu d'éléments plus étirés encore que dans le faisceau B . La structure est identique et l'on peut remarquer morphologiquement l'aplatissement de la tige à son niveau.

Si l'on veut suivre dans l'entre-nœud inférieur les prolongements de ces vaisseaux dans les faisceaux a, b, c , on ne peut constater qu'un fait : c'est que ces faisceaux paraissent moins développés que les faisceaux d et e (fig. 41, III).

Au total cette étude expérimentale nous montre que la différenciation vasculaire est basipète et que la formation des éléments des faisceaux dans la tige n'est que sous la dépendance de la formation et de l'évolution des feuilles. Tout se passe comme si on avait supprimé des méristèmes ou des tissus d'où se propage le stimulus de la différenciation ligneuse.

Dans les régions inférieures caulaire et intercaulaire de la tige, les éléments secondaires ne se sont pas formés. *La suppression d'une phylle provoque une altération de la symétrie axiale de la tige non seulement au point de vue morphologique mais dans la structure interne*, et cette observation jointe à notre étude de l'histoire de la formation de la tige, de son ontogénie depuis sa naissance jusqu'à son édification complète, nous prouve que, morphologiquement et anatomiquement, la tige n'est due qu'à la coalescence des caules des phyllorhizes successives.

RÉSUMÉ SYNTHÉTIQUE DE L'ÉTUDE DE LA TIGE ADULTE.

Nous pouvons résumer nos recherches sur la tige adulte par l'examen du schéma 6 dressé d'après les coupes, fragments transparents, squelettes et injections.

On y voit que les faisceaux A, B, C sont toujours caulaires,

que l'autre partie du faisceau A et les faisceaux D et E sont intercaulaires par suite du prolongement des éléments caulaires des deuxième ou troisième phylles en amont.

Par contre les faisceaux internes groupent les éléments intercaulaires de toutes les phylles amont à partir des deuxième et troisième phylles au-dessus.

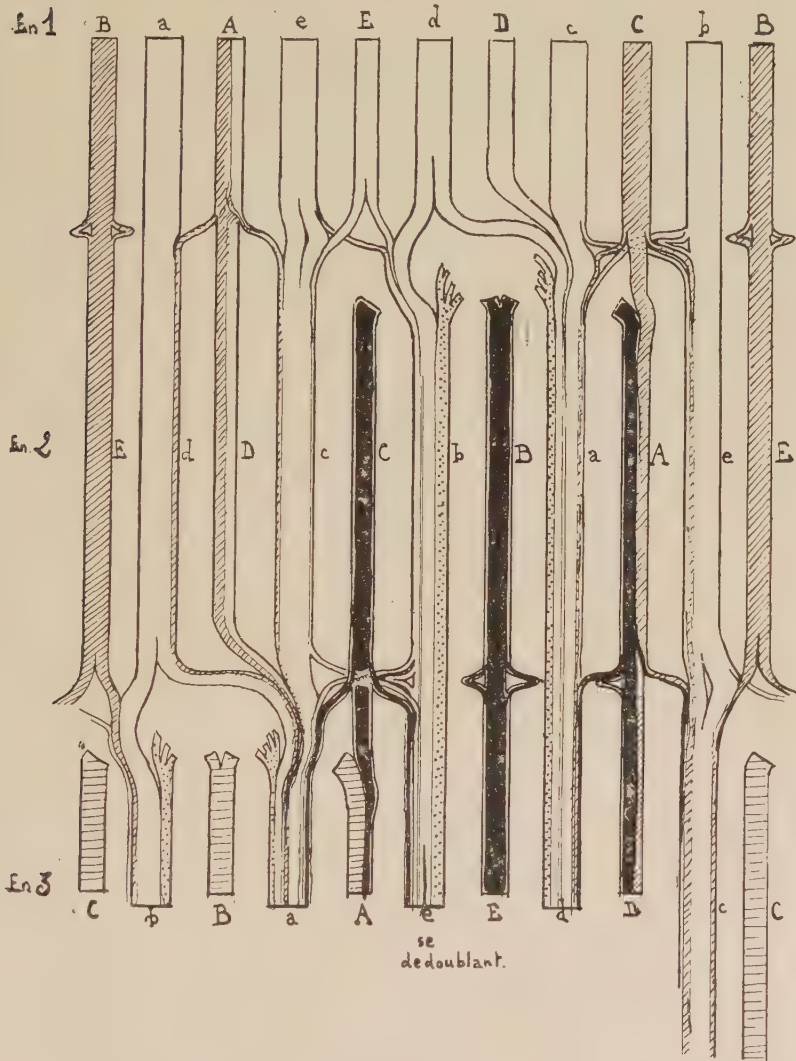


SCHÉMA 6.

Diagramme topographique dressé d'après les squelettes et préparations transparentes des systèmes vasculaires des phylles dans une tige adulte.

Dans tous ces faisceaux, quels qu'ils soient, les éléments secondaires comme les primaires, au cours des anastomoses de faisceaux, se mêlent en largeur et en profondeur suivant leur situation ou leur âge et se fusionnent en donnant naissance à de gros vaisseaux caractéristiques. Si les phylles sont supprimées, en effet, ces nouveaux éléments secondaires ne se forment pas et les faisceaux sont réduits. Si par contre l'apport des vaisseaux devient intense, comme c'est le cas pour la différenciation basipète des éléments des phylles des bourgeons, certains faisceaux se dédoublent (e^3) sans que ce dédoublement puisse avoir un rapport avec l'origine de différenciation dans l'espace des divers éléments du faisceau. Ainsi se complique la structure du système vasculaire de la tige adulte qui résulte en définitive de la coalescence des faisceaux et de la fusion des vaisseaux des phylles successives.

Si l'on suit par exemple le système conducteur de l'une d'entre elles, on voit que les éléments de ses faisceaux caulaires A^1 , B^1 , C^1 se poursuivent dans les faisceaux intercaulaires D^2 , E^2 , A^2 externes, et dans les faisceaux intercaulaires c^2 , d^2 , e^2 , a^2 internes. A l'entre-nœud inférieur les vaisseaux se prolongent dans le faisceau D^3 externe et tous les faisceaux du cycle interne dont le e^3 amorce un dédoublement. Ils s'anastomosent avec des éléments de même âge différenciés à la suite d'autres phylles. Ainsi apparaît la structure dite normale de la tige de *Cucurbita pepo*.

CHAPITRE V.

ÉTUDE DES VIEILLES TIGES. (APRÈS FLORAISON).

Définition. — Après la floraison, la tige est le siège d'une lignification intense et l'organisation anatomique de son système conducteur est quelque peu perturbée.

Dans une région assez inférieure de cette tige, c'est-à-dire dans les nœuds et entre-nœuds situés le long des derniers 45 centimètres d'une tige de trois à quatre mètres de longueur, les feuilles cessent leur développement, se dessèchent et meurent tandis que le rameau axillaire et le complexe florifère croissent. A leur tour les fleurs se dessèchent et meurent, tandis que la base du rameau augmente en volume et en épaisseur.

Morphologiquement la tige n'est plus pentagonale, mais plus ou moins arrondie, ou déformée. Du point de vue de l'anatomie de son système conducteur, les anastomoses latérales de faisceau à faisceau se multiplient à une cadence grandissante, non seulement au niveau des nœuds mais dans les entre-nœuds où les faisceaux en nombre croissant sont rapprochés jusqu'à se toucher.

La profusion des éléments intercaulaires prolongeant d'une part les rameaux et pédoncules floraux supérieurs récents, et d'autre part les éléments vasculaires des phylles amont est telle que les éléments conducteurs de cette partie de la tige sont pratiquement presque exclusivement intercaulaires. Il existe toujours des éléments caulaires mais leur proportion est très faible ; d'autre part, du fait de la chute de la partie appendiculaire de la phylle à laquelle ils correspondent, ils ne représentent que des éléments vestigiaux dont le rôle physiologique se trouve réduit.

Nous étudierons d'abord la topographie des faisceaux externes et internes, leurs dédoublements ; puis à l'aide de micro-injections intravasculaires nous examinerons la participation des phylles à l'édification de ce système conducteur.

1. Topographie du système conducteur de la vieille tige.

1° Les Faisceaux Externes.

Nous ne donnons le nom de faisceaux externes qu'aux faisceaux caulaires *A*, *B*, *C* et leurs prolongements intercaulaires *D* et *E*. La vieille tige comporte, en effet, un grand nombre de faisceaux qui sur une coupe transversale ont un parcours externe, et nous savons que certains d'entre eux ne sont constitués que par des branches de faisceaux internes. Il est plus exact de ce fait de parler des faisceaux caulaires et des faisceaux intercaulaires constituant l'appareil conducteur de phylles voisines situées au plus au troisième nœud en amont.

Si l'on étudie les rapports et la topographie des faisceaux externes *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, on est frappé de voir qu'à leurs éléments s'ajoutent d'autres éléments intercaulaires provenant des phyllorhizes supérieures.

En effet on sait que, tant que vivent les feuilles, le système vasculaire qui leur correspond dans la tige ne cesse de s'accroître en volume par adjonction de formations secondaires qui se retrouvent, ainsi que nous l'avons indiqué, le long des faisceaux caulaires et intercaulaires. Lorsque la feuille meurt, le double diaphragme de suber qui amène sa chute est situé dans le pétiole à un ou deux millimètres au-dessus d'un plexus en forme de panier que nous étudierons avec la feuille. Dans une tige de cet âge et à ce niveau, les faisceaux qui correspondent à la feuille cessent donc de s'accroître, alors que les faisceaux des phyllorhizes de la région supérieure augmentent en volume et dans le nombre de leurs éléments.

LE FAISCEAU A.

Ce faisceau mixte, caulaire par les éléments qui se différencient à la suite de certains vaisseaux de la feuille insérée

au nœud amont le plus voisin, intercaulaire par d'autres éléments prolongeant des vaisseaux du faisceau C supérieur, reçoit des éléments secondaires différenciés à la suite du faisceau interne *c* amont, et d'autres éléments différenciés à la suite de vaisseaux du bourgeon. Ces éléments d'abord peu nombreux finissent, par leur importance, par recouvrir la partie périphérique du faisceau. Dans la figure 42-I, deux éléments *v0* et *v0'* se différencient depuis le faisceau *c* tandis que *vP* et *vP'* prolongent des trachées du rameau.

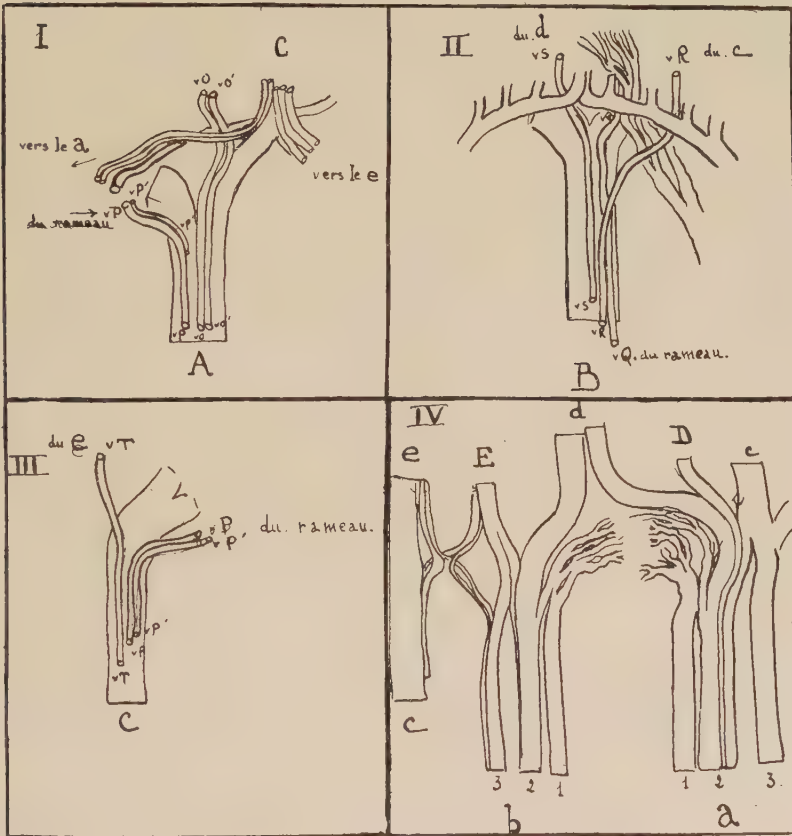


FIG. 42.

- I. — Formation complexe du faisceau *A*
- II. — Formation complexe du faisceau *B*
- III. — Formation complexe du faisceau *C*
- IV. — Dédoublément des faisceaux *a* et *b* d'une vieille tige.

LE FAISCEAU *B*.

Ce faisceau que sa situation paraît préserver d'un tel apport sert cependant au passage, le long de leur différenciation basipète, d'éléments du rameau (νQ , fig. 42-II) et même d'un vaisseau νS du faisceau *d* supérieur et d'un vaisseau νR du faisceau *c* amont.

LE FAISCEAU *C*.

Ce faisceau, jusqu'alors uniquement formé d'éléments caulinaires, reçoit dans les vieilles tiges des éléments prolongeant des trachées du rameau et plus rarement des vaisseaux différenciés depuis le faisceau *e* supérieur (νT , fig. 42-III).

LE FAISCEAU *D*.

Le faisceau *D* prolonge toujours les éléments du faisceau *A* supérieur et dans les vieilles tiges il est assez rare qu'il reçoive d'autres éléments intercaulaires de gros diamètre. Certains éléments des faisceaux *a* ou *e* amont peuvent toutefois se différencier suivant son trajet. Dans le schéma 7 un gros vaisseau du faisceau *e* amont se différencie le long du faisceau *D*⁵ au nœud V.

LE FAISCEAU *E*.

Au niveau des nœuds II et IV, dans le même schéma 7, on peut voir le faisceau *E* formé par les éléments du faisceau *B* prolongés et par quelques trachées du faisceau *a* amont.

On peut déduire de ces quelques observations que les éléments caulaires n'ont plus un parcours indépendant comme c'était le cas pour les faisceaux *B* et *C*. Les nouveaux vaisseaux qui, au cours de leur différenciation de haut en bas, empruntent leur trajet cheminant toujours à la périphérie du faisceau, car ils sont différenciés récemment. C'est dans l'assise génératrice, entre le liber externe et les autres vaisseaux qu'on les voit dans une coupe transversale.

Chronologiquement ce sont successivement les faisceaux *A*, *C* et *B* qui se trouvent envahis par ces éléments intercaulaires nouveaux. Ce n'est que plus tardivement que les faisceaux *D* et *E* le sont à leur tour.

2° Les Faisceaux Internes. Dédouplements.

Tous les faisceaux internes de la tige vieille après floraison sont plus ou moins dédoublés, et l'on sait que certaines branches issues de leur dédoublement peuvent, sur une coupe transversale, emprunter un trajet externe. Le terme de faisceau interne a donc lui aussi de ce fait une valeur topographique quelque peu altérée. Dans notre sens, les faisceaux internes sont constitués uniquement par des éléments intercaulaires prolongeant les vaisseaux des phylles récentes situées au plus bas au quatrième nœud en amont. Ces faisceaux, primitivement au nombre de 5, à savoir les *a*, *b*, *c*, *d* et *e* sont fragmentés, dédoublés ou détriplés et même plus, de sorte que le nombre que présente au total la coupe d'un tel entre-nœud est essentiellement variable. On ne peut de ce fait entreprendre leur étude sans faire celle des dédoublements.

Les deux faisceaux *c* et *e* sont inévitablement fragmentés en deux, trois, quatre ou même cinq tronçons. Ce sont ensuite successivement les faisceaux *b* et *a* qui se dédoublent en deux ou plusieurs branches comme on peut le voir sur le schéma 7. Le faisceau *b* (fig. 42-IV) est divisé quelquefois en plusieurs tronçons, mais, comme le montre le dessin, ces fragments ne représentent pas uniquement les éléments d'un des faisceaux qui participent à sa formation. C'est ainsi que le tronçon 1 est formé d'éléments différenciés depuis le rameau, le tronçon 2 de trachées du faisceau *d* et du rameau auquel s'ajoutent des éléments du faisceau *E* amont.

Le faisceau *a* (même figure) permet la même constatation, que nous avons déjà faite d'ailleurs dans les dédoublements de la tige adulte. Quant au faisceau *d* il est curieux de constater qu'il se dédouble très rarement. Si le dédoublement existe, c'est dans la partie basale qu'il est permis de l'observer, mais généralement sur un trajet assez court. Ce fait est d'ailleurs en parfait accord avec la constatation que nous a permise l'étude des coupes : la partie qui se dédouble le plus vite est constituée par les gros vaisseaux. Dans les très vieilles tiges le dédoublement du faisceau *d* en deux tronçons : l'un se différenciant dans le faisceau *a* aval et l'autre vers le faisceau *b*, commence par le bois périphérique récent à un niveau

de plus en plus élevé. A son sommet, le faisceau *d* par contre prolongeant un faisceau *a* divisé est généralement entier. Il semble que, de tous les faisceaux internes, il soit le plus typiquement intercaulaire, celui chez lequel les éléments des diverses phyllorhizes sont si intimement coalescents qu'il devient de plus en plus difficile avec le temps de les séparer et les suivre, sinon par des procédés indirects, tels que les injections.

II. Participation des phylles dans l'édification du système conducteur de la vieille tige.

Nous avons employé sur du matériel conservé depuis 6 mois dans l'alcool, la méthode des micro-injections intravasculaires. L'extrémité inférieure du végétal étant reliée à la trompe à vide ; sur l'autre extrémité, à l'aide de micropipettes capillaires, nous introduisons le colorant dans la lumière des vaisseaux. Pour la commodité de la marche de la manipulation nous avons donné une couleur différente à chaque groupe de vaisseaux, qu'il s'agisse de branches dédoublées, de faisceaux internes, ou de faisceaux entiers. Les coupes en séries rapidement montées sont ensuite dessinées, faisceau par faisceau. Nous avons enfin dressé un schéma de l'ensemble représentant la topographie des faisceaux et leurs rapports entre eux.

La section de l'entre-nœud 1 supérieur a été ainsi injectée parmi les faisceaux externes, entiers et non dédoublés :

- le faisceau *A* en rouge
- le faisceau *B* en jaune
- le faisceau *C* en jaune
- le faisceau *D* en rouge
- le faisceau *E* en violet.

Dans les faisceaux internes :

- les quatre branches du faisceau *a* ont été respectivement injectées en vert, violet, brun et vert.
 - les trois branches du faisceau *b* en jaune, vert et violet.
 - les deux branches du faisceau *c* en vert et en brun.
 - les quatre branches du faisceau *e* en vert, violet, bleu et brun
- tandis que le faisceau *d* non dédoublé est injecté en jaune.

La distribution des couleurs est opérée de façon que les faisceaux ou tronçons de faisceaux n'aient jamais la même couleur que leurs voisins immédiats.

Dans le schéma 7 les teintes noires ou grises ne sont pas conventionnellement attribuées à une couleur, elles n'ont d'autre prétention que d'isoler optiquement les vaisseaux différemment injectés.

Etude du système vasculaire de la phylle 1.

En ce qui concerne les faisceaux caulaires de la phylle 1 le faisceau mixte A^1 injecté en rouge se prolonge par des éléments intercaulaires formant le faisceau D^2 en entier.

Latéralement d'autres vaisseaux se poursuivent le long du faisceau d^2 au sommet duquel la couleur se mélange avec la couleur verte de la branche droite de a^1 ; tandis que d'autres trachées encore, empruntent lors de leur différenciation basipète le trajet du c^2 pendant toute sa longueur.

Dans le nœud III les vaisseaux teintés de rouge du D^2 et du c^2 convergent vers le faisceau a^3 à la base duquel, dans le nœud IV, certains se continuent dans le faisceau d^4 et d'autres dans le E^4 . Mais, tandis que dans le faisceau d^4 la couleur se poursuit et, traversant le nœud V, se retrouve dans le faisceau a^5 , elle se mélange avec la couleur voisine au sommet du faisceau E^4 .

La couleur jaune du faisceau caulaire B^1 traverse l'entrenœud 2 dans le faisceau E^2 , le long duquel d'ailleurs se différencient également certains éléments teintés de vert du tronçon gauche du faisceau a^1 . A la base du nœud III, dans le faisceau b^3 , la couleur jaune est mêlée à la couleur violette du faisceau b^1 , tronçon droit.

Le faisceau caulaire C^1 injecté de jaune différencie ses éléments le long du faisceau A^2 , puis D^3 , d^3 et c^3 . Dans ce dernier la teinte jaune ne dépasse pas le sommet de l'entrenœud. A la base du nœud IV elle paraît encore dans le sommet du faisceau a^4 mais pour un trajet relativement court, car le mélange des couleurs témoigne de l'anastomose des vaisseaux.

Etude du faisceau a^1 .

Si nous suivons dans leur différenciation basipète les éléments constituant les différentes branches du faisceau a , nous

voyons que les deux branches latérales sont dépourvues de liber pérимédullaire, et la branche latérale droite manque même de xylème de petit diamètre (fig. 43-1). Quant aux deux branches médianes, elles présentent un liber externe commun et bilobé, tandis que le liber pérимédullaire montre la forme typique en accent circonflexe du faisceau de *Cucurbita pepo*.

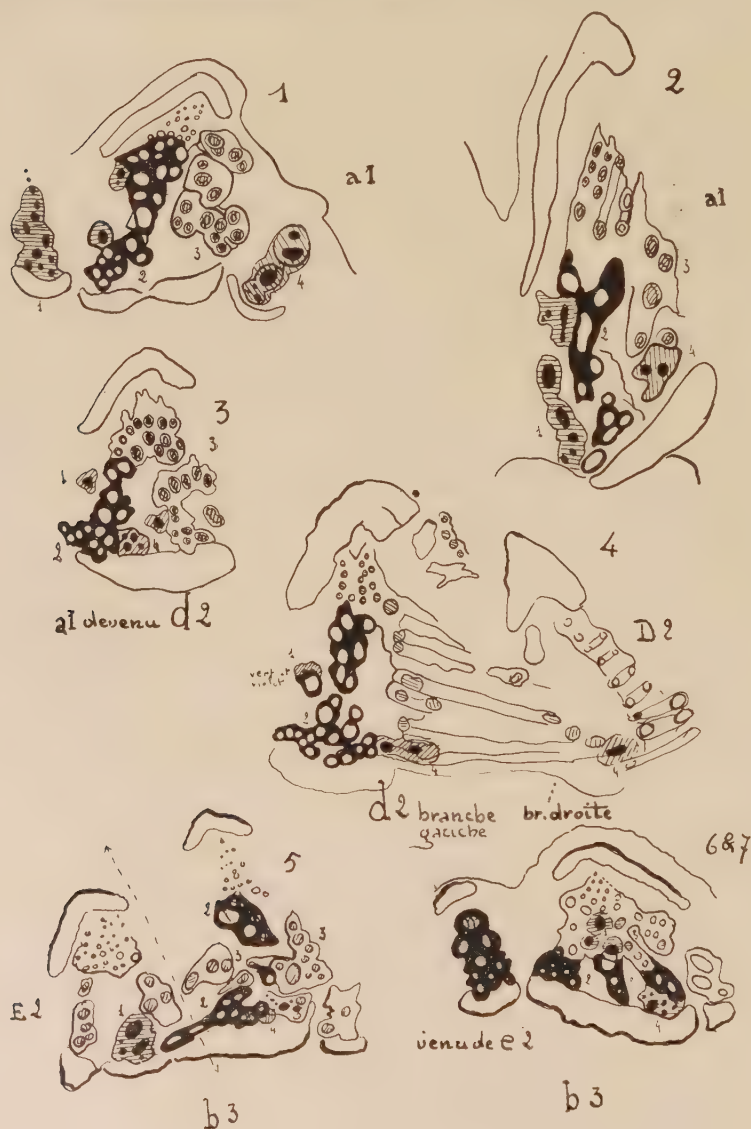


FIG. 43. — Coupes en série des éléments du faisceau a1 à travers les faisceaux des entre-nœuds 2, 3, 4 et 5.

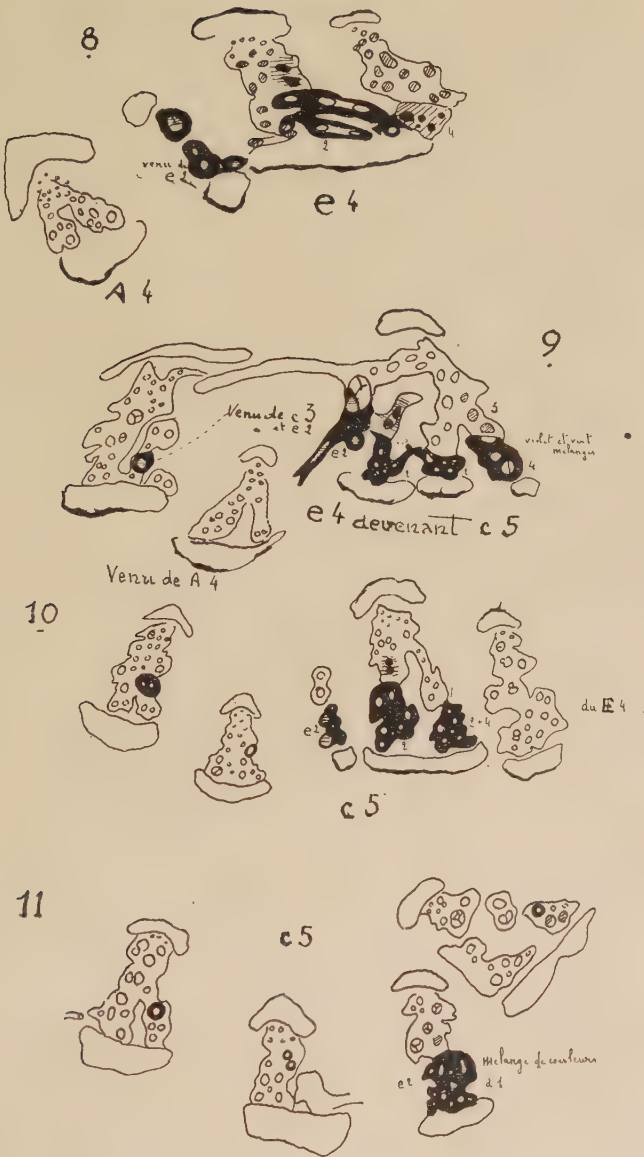


FIG. 43 (bis). — Suite des coupes.

La couleur verte de la branche latérale gauche (n° 1) se retrouve dans *E*² et le *d*² à la base duquel son unique vaisseau se fusionne avec un vaisseau de la branche médiane

gauche n° 2 (fig. 43-4). Par contre les vaisseaux accolés au faisceau E^2 se poursuivent par les faisceaux b^3 , e^4 jusqu'au sommet du faisceau c^5 .

La couleur violette de la branche médiane gauche (n° 2) se retrouve dans les faisceaux d^2 (fig. 43-3), b^3 (fig. 43-5), e^4 (fig. 43-8 et 9) et c^5 (fig. 43-11) où elle se trouve mélangée à de nombreuses autres couleurs.

La teinte brune de la branche médiane droite portant le n° 3 se poursuit dans les faisceaux d^2 , b^3 et a^3 , e^4 et d^4 , et dans le faisceau b^5 . On note que, à la base du faisceau e^4 , la couleur se mélange aux colorants voisins (fig. 43-9).

La branche droite latérale n° 4 est injectée de vert, et cette couleur suit à peu près le même trajet que la couleur brune du tronçon voisin.

Il nous paraît aussi superflu qu'inutile de décrire ainsi tous les faisceaux injectés dans le fragment de cette vieille tige et d'y suivre le cheminement de la couleur.

Le schéma 7 que nous en donnons montre que la formation de chaque faisceau est due à des participations multiples venues aussi bien d'éléments intercaulaires que de vaisseaux caulaires. On peut y constater que les couleurs cheminent à l'intérieur de la lumière des vaisseaux pendant un trajet plus ou moins long sans se mélanger aux couleurs voisines, surtout en ce qui concerne les faisceaux internes formés de vaisseaux intercaulaires mixtes. Les mélanges de couleurs qui témoignent des anastomoses de vaisseaux sont toutefois assez nombreux et l'on voit qu'ils se font généralement dans la zone nodale. Ils sont figurés sur notre schéma par l'arrêt pur et simple de la couleur. On y remarque enfin la proportion énorme des éléments intercaulaires des phyllorhizes supérieures, par rapport aux éléments caulaires.

Les vaisseaux intercaulaires des faisceaux internes débordent, en effet, le cercle interne des faisceaux, pour emprunter les trajets des faisceaux primitivement caulaires, mixtes ou intercaulaires. Le cas du faisceau B^4 est à ce point de vue typique : sa partie caulaire en blanc vient du prolongement des éléments de la feuille, mais il reçoit aussi des vaisseaux intercaulaires du faisceau d^3 par le sommet des faisceaux b^4 et a^4 .

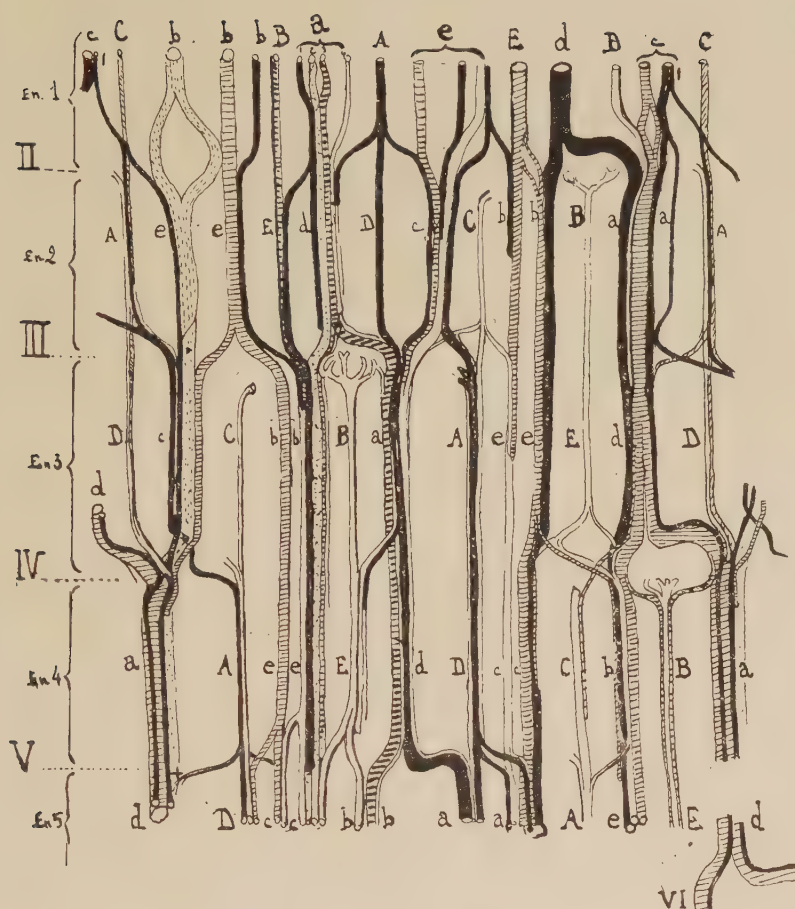


SCHÉMA 7.

Diagramme topographique des systèmes vasculaires des phylles dans une vieille tige, dressé d'après les séries de coupes opérées dans un fragment coloré par microinjections intravasculaires. Les teintes noires, blanche ou rayée n'ont d'autre prétention que d'isoler optiquement les éléments différemment colorés. Les mélanges de couleurs sont figurés par l'arrêt pur et simple de la teinte.

Conclusions.

Cette étude par micro-injections intravasculaires paraît assez intéressante chez les Cucurbitacées où les vaisseaux sont ouverts et où d'autre part ces mêmes trachées ont une longueur assez grande. Elles peuvent atteindre en effet, dit

ZIMMERMANN, jusqu'à trois mètres et plus. Si nous avons utilisé ce caractère des vaisseaux pour les suivre et par conséquent pour suivre le système conducteur des phylles et sa part dans l'édification de celui de la tige, il n'en reste pas moins vrai que, chez d'autres végétaux où les vaisseaux sont fermés, la tige jeune, comme la tige adulte et vieille, n'est due morphologiquement et anatomiquement qu'à la coalescence des parties basales ou caules des phylles et que *jamais nous ne pouvons observer la formation d'un système conducteur propre à la tige, comme l'admettaient les anciens anatomistes* et même les partisans de nombreuses théories ontogéniques plus ou moins récentes telles que celles de LIGNIER, HALLIER et BOWER.

DEUXIÈME PARTIE.

Etude de la feuille.

I. Morphologie et terminologie.

Le limbe. — Les feuilles de *Cucurbita pepo* sont, suivant BEILLE [4], dépourvues de stipules, alternes, assez longuement pétiolées, palminerves. Les nervures volumineuses sont saillantes en dessous. Les jeunes feuilles sont entièrement recouvertes de poils pluricellulaires, comme l'ont observé, pour la jeune tige, YASUDA et SOLEREDER. Nous avons de plus remarqué que la feuille doit avoir atteint un certain degré de développement pour être velue. Lorsque sa longueur atteint 6 mm. l'abondance des poils est telle qu'elle gêne considérablement l'observation. Nous savons que plus tard, par suite de la croissance en largeur et en longueur de l'organe, ces poils sont dispersés. Les stomates surélevés, qui naissaient d'ailleurs au niveau des cellules épidermiques et se dressaient ensuite par un mécanisme que nous avons expliqué, restent alors plans.

De part et d'autre de la nervure située dans le lobe médian, et que nous appellerons *Nervure médiane* (*N. M.*), naissent deux *Nervures latérales* (*N. L.*). Plus près des bords du limbe, deux nervures se forment encore qui porteront les noms de nervures *Commissurales externe et interne* (*N.C.E.*, *N.C.I.*). Ces dernières sont situées entre les nervures commissurales externe et latérale. Suivant que ces nervures seront placées du côté des faisceaux caulaires *A* ou *C* elles porteront de plus la lettre *A* ou *C*. (Schéma 8).

Dans la feuille adulte les nervures latérale et commissurales d'un même côté sont unies à la base du limbe en un

tronc commun dans lequel se différencient les faisceaux de ces nervures. La feuille normalement formée présente au total : 7 nervures de premier ordre correspondant à 7 lobes de premier ordre et, à la base du limbe, trois troncs. Le tronc médian correspond à la base de la nervure médiane.

Le passage des faisceaux des nervures dans le pétiole a été étudié avec beaucoup de minutie par LOTAR qui en donne une projection dans l'espace que nous aurons l'occasion de critiquer.

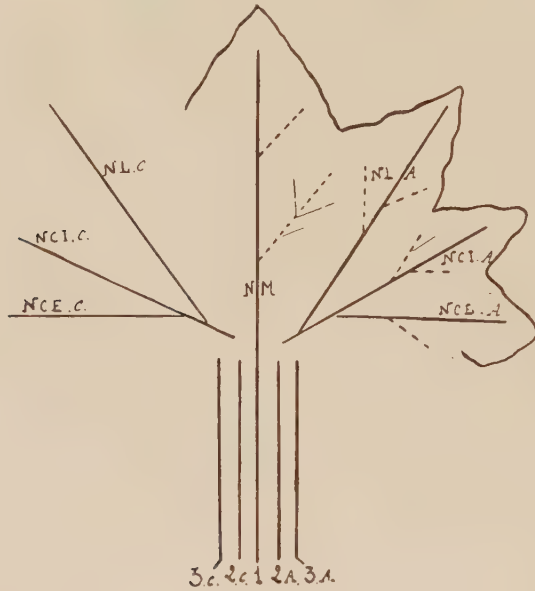


SCHÉMA 8.

Topographie et Terminologie des nervures du limbe et des faisceaux du pétiole.

Dans le limbe :

N M : Nervure médiane

N L : Nervure latérale

N C I : Nervure commissurale interne

N C E : Nervure commissurale externe

la lettre A ou C indique s'il s'agit du côté A ou C de la feuille.

Dans le pétiole le faisceau médian dorsal porte le n° 1 et latéralement les faisceaux portent de part et d'autre les n° 2, 3 etc. la lettre A ou C indiquant le côté A ou C du pétiole.

Le pétiole. — Le pétiole, primitivement plan cylindrique comme le reste de la jeune feuille, est plus ou moins bien individualisé. Dans la feuille adulte il est canaliculé sur sa

face ventrale, mais à son sommet seulement tandis que sur sa plus grande partie il est cylindrique et plus ou moins grossièrement costulé au niveau des faisceaux.

Nous donnerons au faisceau médian dorsal le n° 1 et de part et d'autre les n°s 2, 3, 4 etc..., aux autres faisceaux, y ajoutant pour ne point les confondre, la lettre A ou C suivant qu'ils seront situés du côté des faisceaux caulaires A ou C.

II. Anatomie.

Avec le développement de la feuille, dans le limbe, les nervures ont un nombre de faisceaux croissant et les formations secondaires dans les nervures de premier ordre paraissent assez tôt.

En ce qui concerne le pétiole, pour DE CANDOLLE [39] il est rangé dans les pétioles à système fermé présentant des faisceaux symétriquement disposés autour de la moelle. Pour PETIT [164] le pétiole des *Cucurbita* a vaguement la forme d'une ellipse aplatie à grand axe horizontal, présentant une échancrure à la partie supérieure. On y trouve une couche hypodermique de collenchyme interrompu par de petits amas de parenchyme chlorophyllien situés entre les faisceaux qui sont en nombre impair (11 dit l'auteur) et tous bicollatéraux.

VAN TIEGHEM [194] dans son traité de Botanique le classe dans les pétioles cylindriques où le plan de symétrie n'est pas repérable morphologiquement. La disposition des faisceaux est caractéristique, leur nombre est impair, le plan de symétrie passe par le milieu du gros faisceau médian dorsal et du côté ventral entre les deux faisceaux ventraux opposés. D'ailleurs, ajoute l'auteur, cette symétrie bilatérale est souvent altérée par suite d'un développement unilatéral plus intense ou inversement par avortement d'un faisceau.

Quant au nombre des faisceaux essentiellement variable, il est de 12 à 14 pour MANTEUFFEL [146] et de 11 pour LOTAR. Nos observations nous ont permis de rencontrer fréquemment des pétioles à 15, 17 et même 19 faisceaux.

Leur nombre croît avec la formation de la feuille : il est de 1, 3, 5, 7 faisceaux dans les feuilles où le pétiole n'est pas individualisé, mais représente une partie étranglée de la base du limbe. Ce sont ces ébauches qui nous serviront pour l'étude

de la jeune feuille, tandis que dans les feuilles adultes le pétiole est bien individualisé et répond aux descriptions topographiques et morphologiques que nous venons de décrire.

III. L'entite foliaire. Historique.

L'accroissement du volume de la phylle lors de son développement et, de façon concomitante, de son système ligneux, tandis que naissent et se développent d'autres phylles en amont, nous pose un problème ontogénique délicat. On peut se demander, en effet, si la phylle correspond bien à une entité, ou à la coalescence d'autres unités appendicularisées.

La conception faisant de la feuille un complexe comme la tige a été défendue par de nombreux auteurs. On peut en effet remarquer qu'il est difficile de comparer des feuilles de Lycopode, de Fougère ou de Dicotylédones.

De 1889 à 1911 LIGNIER [135, 138-139] dans son essai sur l'évolution morphologique du règne végétal, distingue, dans les feuilles, des phylloïdes et des feuilles vraies appartenant en propre aux plantes à graines (*Phyllinées*), « *qui auraient été à l'origine dans une plante de véritables branches ramifiées (Mériphtes) qui se seraient aplaties et dorsiventrées lisées dans la suite* ». Alors que les phylloïdes sont des organes simples, les feuilles des plantes à graines sont complexes, avec une organisation que LIGNIER rapproche de celle qu'il décrit pour la tige.

Pour VUILLEMIN en 1919 [196] et 1924 [197] certaines feuilles des plantes à graines, telles que les feuilles végétaives, seraient des unités ou organes simples. Il étudie leur structure dans son *Phyllome* qui représente l'homologue des phylloïdes de LIGNIER. D'autre part les cotylédons et étamines, par exemple, seraient des feuilles composées d'unités primitives : des *Frondoïdes*.

BUGNON [27], qui rappelle ces deux auteurs, conclut que toutes les feuilles des plantes à graines sont issues du type mériphtaire, et ne constituent donc pas des entités. Le même auteur consacre de nombreuses notes à la défense de cette hypothèse [24-25, 28].

CHODAT en 1929 [60] estime de même que la feuille n'est pas une unité fondamentale et primitive, mais un organe sim-

plifié ayant conservé des complications de son passé historique. Les dents marginales sont les vestiges des anciennes branches d'un organe jadis ramifié.

BOWER, dans de nombreuses publications, admet la même idée et en 1931 [20] il rappelle que la feuille primitive est très divisée ; et quand la feuille est constituée par une lame entière, cet aspect est attribué à la coalescence des ramifications. Le même auteur distingue d'autre part les *microphylls* et les *mégaphylles*, admettant pour ces dernières que certaines doivent leur origine à des dichotomies successives.

Nous savons aussi que, pour BERTRAND (P.) [9], le corps du végétal vasculaire peut se représenter comme composé tout entier d'axes simples ou cauloïdes offrant tous la même structure et ramifiés par dichotomie.

Tel n'est pourtant pas l'avis de CHAUEAUD qui, dans son mémoire publié en 1921, étudie la feuille dans un chapitre spécial : « *La prépondérance de la feuille a produit des plantes macrophylls ou Pteropsidia, tandis que la prépondérance de la caule a produit des plantes microphylls ou Lycopsidia* ».

CHAUEAUD a d'ailleurs l'occasion de le rappeler en 1924 [56] à propos d'une note de BUGNON [35] qui émet l'opinion, après LIGNIER, que la caule préexiste à la feuille. Nous avons déjà vu que la tige ne préexiste pas et c'est l'ensemble des caules qui la forme. D'autre part, dit CHAUEAUD en 1930 dans une réponse à CHODAT [58], si le caractère ancestral (la dichotomie) était nettement représenté au cours du développement de la feuille dans le bourgeon, il devrait être représenté aussi nettement dans les feuilles que produit la plante avant de donner le bourgeon, c'est-à-dire pendant son jeune âge ou mieux pendant sa période embryonnaire. Or dans la première feuille CHAUEAUD n'a jamais vu de vestiges de complexité ancestrale. Les bifurcations correspondent toujours à une phase récente (superposée).

Il est certain que dans toute feuille que nous avons vu se former la disposition est toujours superposée, et ceci est évident puisque chez la courge, la disposition primitive ne se montre pas au dessus de la racine. Mais nous chercherons seulement à savoir comment s'édifie la feuille dans le temps, comment et par quel procédé augmente le nombre de ses nervures dans le limbe et de ses faisceaux dans le pétiole.

Nous allons étudier la formation du système conducteur de feuilles de plus en plus âgées, depuis le primordium foliaire jusqu'à la feuille adulte qui se dessèche, meurt et tombe à l'automne, et le comparer à la formation de celui de la tige.

CHAPITRE PREMIER.

ÉTUDE DE LA JEUNE FEUILLE (1).

1. Feuille à trois faisceaux.

Nous avons vu, à propos de l'étude du bourgeon terminal, comment, à l'intérieur des primordiums foliaires qui s'aplatissaient de plus en plus, s'ébauchait le système vasculaire de la jeune feuille.

Nous nous souvenons que d'abord, du point de vue morphologique, les parties symétriques de la feuille ne paraissaient pas dans le même temps, le lobe latéral droit (côté vrille) étant en avance sur le lobe gauche (fig. 2). De la même façon la différenciation vasculaire, apparue d'abord au niveau du lobe médian, formait le faisceau médian de la feuille qui se prolongeait plus rapidement en aval qu'en amont, et donnait le faisceau caulaire *B* de la tige (fig. 44 A). Puis se formait le faisceau latéral proximal par rapport à la vrille correspondant au lobe latéral *A* (fig. 44 B) et enfin le faisceau latéral distal correspondant au lobe latéral *C* (fig. 44 C). Une telle feuille est au total formée par une lame verte encore épaisse dont le pétiole n'est pas indiqué morphologiquement. Mais on y trouve trois faisceaux qui, après s'être différenciés en aval vers le système conducteur sous-jacent, se différencient en amont. Il est à remarquer que chaque faisceau correspond à un lobe de la feuille et qu'il ne s'est différencié que lorsque ce lobe a été morphologiquement formé. Le retard de la différenciation de la partie opposée à la vrille ne peut, semble-t-il, s'expliquer que par la compression des ébauches foliaires à l'intérieur du bourgeon. La préfoliation étant, comme nous l'avons vu, construite sur le type 2/5 avec inser-

(1) Nous entendons par jeune feuille, une feuille dont le nombre de faisceaux pétiolaires varie de 1 à 7. La région pétiolaire peu indiquée y est d'ailleurs aplatie.

tion suivant une ligne spirale, les jeunes feuilles sont libres d'un côté et recouvertes de l'autre par la feuille précédente ; et c'est le côté libre (proximal par rapport à la vrille) qui de ce fait se différencie le plus rapidement.

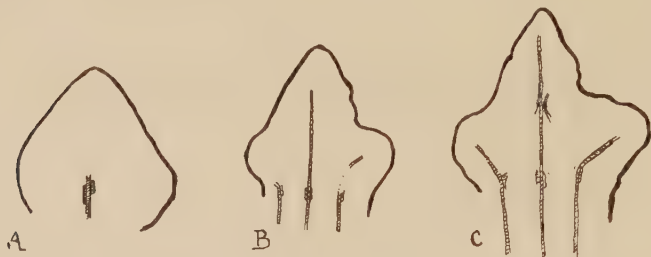


FIG. 44. — Formation de la feuille à trois faisceaux pétioulaires.

Le fait a d'ailleurs été constaté par STEINHEIL en 1837 [177]. Cet auteur, qui admet la simultanéité de développement des deux côtés de la feuille, attribue le côté moins développé à un avortement partiel unilatéral et non à la formation successive des deux côtés (p. 258-259). Nous avons constaté qu'il y a un simple retard, le lobe médian naissant le premier, puis les lobes latéraux côté vrille et côté opposé à la vrille. *Si l'on synthétise la formation de cette feuille, tout se passe comme si chaque lobe a son système élémentaire différencié au niveau d'un système nodal* et ces faisceaux ne se forment qu'avec l'apparition d'un lobe nouveau. Ces trois lobes sont sans doute appendicularisés et appartiennent à une même phylle, mais leur formation successive et corrélativement l'apparition de leur système vasculaire pourraient nous permettre déjà de douter de l'entité foliaire.

II. Feuille à cinq faisceaux pétioulaires.

A un stade plus avancé la feuille présente des lobes commissuraux internes individualisés et les nervures qui leur correspondent s'ébauchent à leur tour. Mais dans le même temps les lobes médian et latéraux continuent leur évolution. La feuille compte alors cinq faisceaux dans son pétiole. Celui-ci n'est toutefois pas cylindrique comme un pétiole normal. Si l'on étudie ce deuxième stade de la formation de la feuille dans la figure 45, on voit que le faisceau 1 du pétiole pro-

longe le faisceau médian de la nervure médiane de la feuille, le faisceau 2 A continue le vaisseau de la nervure latérale correspondante, mais à son sommet s'arrête un autre vaisseau qui continue une nervure de deuxième ordre dont le système nodal est situé à la base de la nervure médiane.

Le faisceau symétrique 2 C prolonge à la fois le vaisseau du lobe latéral correspondant, et une trachée différenciée à la suite d'une nervure de deuxième ordre dans un lobe secondaire formé à la base du lobe médian.

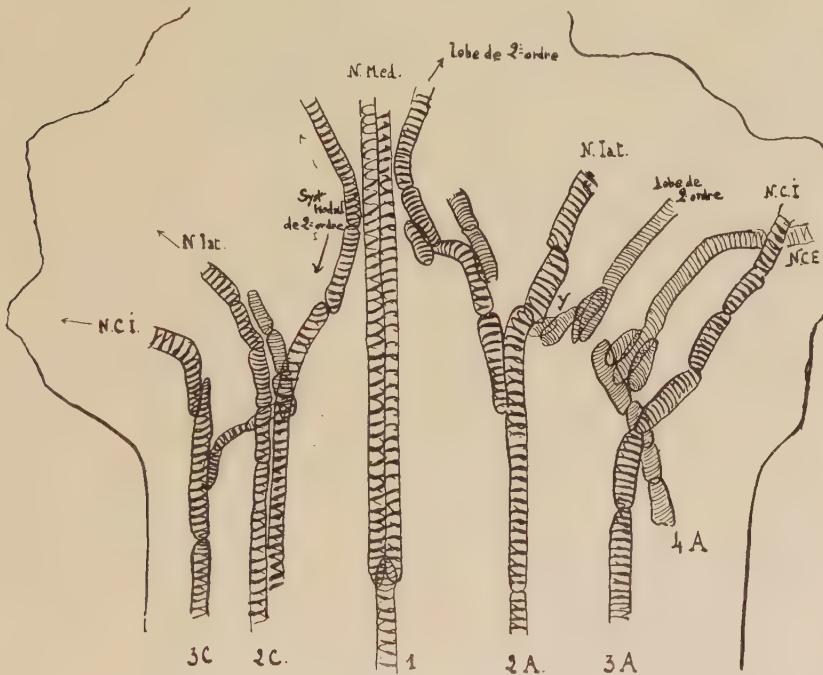


FIG. 45. — Système vasculaire d'une feuille à cinq faisceaux pétioles.

Le faisceau 3 A est formé par le prolongement basipète du vaisseau de la nervure commissurale interne droite ; le faisceau pétiole 3 C est également formé par le vaisseau prolongé de la nervure interne gauche et d'un vaisseau qui correspond à un lobe de deuxième ordre situé à la base du lobe latéral de la même partie de la feuille.

On remarque, sur la partie droite de la feuille, que ce lobe de deuxième ordre se différencie également surtout en amont. Il est facile de se rendre compte que la partie droite de la

feuille est plus évoluée que la partie gauche. Le schéma 9 montre d'ailleurs l'ordre d'apparition des éléments dans la feuille à 5 faisceaux pétiolaires. C'est ainsi que le vaisseau 1 du pétiole s'est formé le premier, puis le vaisseau de la nervure latérale droite et successivement les vaisseaux des nervures médianes de deuxième ordre, le vaisseau de la nervure latérale gauche, le vaisseau de la nervure commissurale interne droite dont le prolongement dans le faisceau caulaire A' rencontre le prolongement du vaisseau du faisceau caulaire C de la feuille nouvelle, différencié en même temps. Enfin se différencient les vaisseaux de la nervure commissurale interne gauche et des nervures de deuxième ordre dont le système nodal se situe à la base des nervures latérales.

En définitive le système vasculaire de cette feuille semble dû à l'ensemble des éléments vasculaires des nervures médiane, latérales et commissurales internes se formant successivement avec l'apparition du lobe correspondant. Mais, de façon concomitante, d'autres systèmes nodaux en rapport avec l'apparition de lobes secondaires se forment à leur tour, et la feuille acquiert ainsi une complexité croissante.

Toutes ces nervures et les vaisseaux qui en constituent le système vasculaire ne cheminent pas indépendamment, mais sont coalescents et leur différenciation se fait par zones nodales progressivement de haut en bas.

A la base du limbe et à la base du pétiole se forment ainsi des régions anastomotiques transversales plus ou moins obliques. Elles sont constituées par le parcours transverse des vaisseaux qui peuvent être différenciés sur tout leur trajet ou momentanément dans les nœuds.

III. Feuille à sept faisceaux pétiolaires.

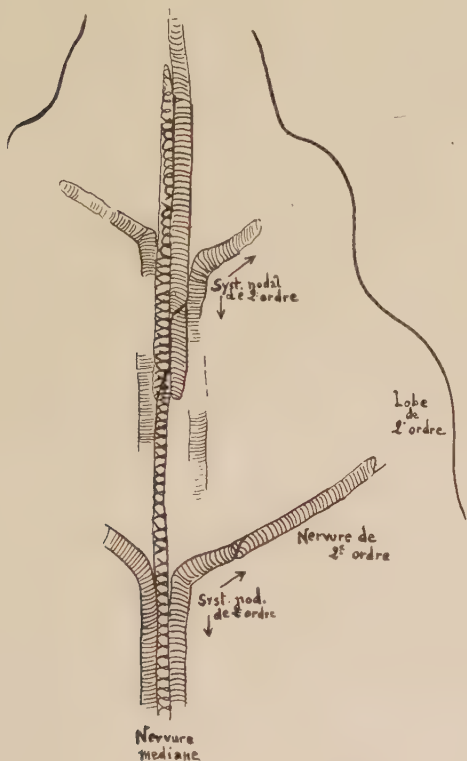
A un stade plus avancé encore les nervures commissurales externes paraissent en même temps que les lobes correspondants, la partie gauche de la feuille est encore en retard sur la partie droite. Le pétiole possède alors 7 faisceaux. Dans la figure 45 le faisceau pétiole 4 A prolonge ainsi le vaisseau de la nervure commissurale externe dont le lobe est morphologiquement formé tandis que, dans la partie symétrique, le lobe commissural externe n'est pas encore individualisé, ni son système nodal.

Avec les lobes commissuraux externes la feuille possède la totalité de ses lobes et nervures de premier ordre ; mais dans le même temps d'autres lobes et nervures de second ordre se sont formés, d'autres nouveaux se formeront à leur tour.

Le nombre des faisceaux pétioinaires à ce stade correspond au nombre des nervures et lobes de premier ordre, mais du fait que d'autres éléments que ceux de ces nervures participent à leur formation, ces faisceaux ont un nombre croissant de trachées.

IV. Lobes et nervures de deuxième ordre.

Si dans la formation de la feuille on examine les phénomènes qui se passent le long de la nervure médiane, on



observe que tout le long de cette nervure se montrent, à espaces de plus en plus rapprochés à mesure que l'on monte vers le sommet du lobe, à droite et à gauche du vaisseau initial, de courtes trachées. *Tout se passe comme si ces trachées correspondaient le long de la nervure à des lobules figurant des sommets végétatifs secondaires.* Lorsque ces lobules acquièrent une certaine importance, on voit la trachée qui leur correspond s'allonger, dans l'axe du lobule, par un tube cellulosique dont les éléments courts et serrés se lignifient bientôt suivant une ligne spirale dense. La différenciation se poursuit ainsi en amont,

FIG. 46. — Formation des nervures de deuxième ordre (et des lobules correspondants) le long de la nervure médiane.

puis en aval le long du vaisseau de la nervure de premier ordre. Le raccord avec le système conducteur sous-jacent étant assuré, on constate que le vaisseau se prolonge ainsi d'abord en amont.

Nous avons vu, dans la figure 45, les éléments de ces nervures de deuxième ordre situées à la base de la nervure médiane se différencier en aval respectivement le long des faisceaux 2 A et 2 C. Dans le schéma 9 les nervures de deuxième ordre supérieures se prolongent en aval dans le faisceau 1 du pétiole. A un niveau plus élevé encore, on peut voir, dans la figure 46 le long de la nervure médiane toujours, les sys-

tèmes nodaux à peine ébauchés à des lobes et nervures de deuxième ordre.

Si l'on remonte enfin à l'extrême pointe du lobe médian, à l'endroit où paraît se terminer la trachée la plus ancienne très étirée du faisceau qui constitue la nervure médiane, on observe (fig. 48) en même temps que l'allongement du lobe la formation de trachées courtes dans le prolongement direct du vaisseau, et latéralement.

En amont, ces éléments

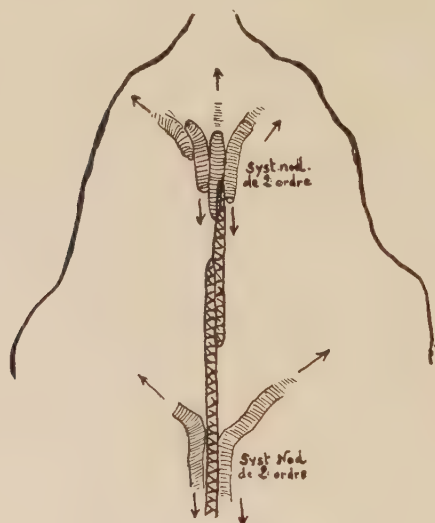


FIG. 47. — Extrémité de la nervure médiane.

se prolongent par des tubes de moins en moins lignifiés.

Le long des nervures de premier ordre latérales ou commissurales externes et internes les phénomènes se passent de la même façon : le système nodal est primitivement formé par un élément ou deux accolés aux vaisseaux de la nervure, puis la différenciation se poursuit en amont vers le lobule nouveau et en aval par la suite. Dans le passage du limbe au pétiole ces vaisseaux peuvent ne pas se continuer dans le faisceau qui est situé dans leur prolongement, mais dans un faisceau pétioleaire voisin et ainsi se forme la région anastomotique de la base du limbe.

V. Les nervures de troisième ordre.

Les nervures de troisième ordre se forment de façon absolument identique, mais le long des nervures de deuxième ordre dont elles semblent constituer des ramifications.

Alors que les nervures de deuxième ordre correspondaient morphologiquement à des lobes plus ou moins bien individualisés, les nervures de troisième ordre ne semblent plus correspondre qu'à des lobules à peine indiqués sous forme de dents obtuses. On observe toutefois que, lorsque la feuille s'accroît, ces lobules s'individualisent à leur tour tandis que le long de leurs nervures se forment les systèmes nodaux des nervures de quatrième ordre.

L'ensemble de ces nervures se trouve relié par un réseau de trachéides accolées bout à bout et dont les deux éléments extrêmes, appuyés contre les trachées de faisceaux différents, prennent une forme typique vaguement triangulaire, appelées par NATHAN cellules trigones ou en chausson.

VI. Accroissement du volume des nervures et du nombre des éléments des faisceaux du limbe.

Avec la formation de nouveaux systèmes nodaux dans le limbe, dans les régions de plus en plus éloignées de la base et du centre géométrique de la feuille, le système conducteur des nervures aval n'est plus formé d'un unique élément mais d'un nombre croissant de trachées. Ces vaisseaux, en se développant, soulèvent autour d'eux et devant eux l'épiderme et forment une lame épaisse saillante sur la face inférieure de la feuille. On observe aussi que le protoxylème centrifuge de la nervure médiane, par exemple, s'étire de plus en plus jusqu'à se briser. D'autres éléments prolongeant les vaisseaux des nervures de deuxième ordre s'ajoutent alors formant du xylème primaire récent. On remarque toujours que, en amont de leur système nodal, dans la nervure de deuxième ordre, ils constituent le protoxylème centrifuge du faisceau. Mais à leur tour ces nervures de deuxième ordre seront le siège de la formation de systèmes nodaux correspondant à des nervures

et lobes de troisième ordre et le nombre de leurs éléments augmentera corrélativement.

Comme dans l'édification de la tige il est possible de se rendre compte que le vaisseau qui, au niveau de la nervure de deuxième ordre, constituait le protoxylème centrifuge du faisceau, devient dans sa différenciation basipète le long du faisceau de la nervure médiane de premier ordre, un élément primaire récent. Puis, au fur et à mesure qu'il poursuit sa différenciation dans les faisceaux du pétiole et de la tige, il constitue un élément secondaire.

VII. Formation de la région anastomotique de la base du pétiole.

Dans une feuille à trois faisceaux pétiolaires, la base du pétiole n'est marquée que par l'étirement moins intense des trachées et la faible longueur des éléments. Mais, avec la formation des lobes commissuraux externes et internes et des lobes de deuxième ordre, un plexus anastomotique de plus en plus compliqué se forme. Si la région anastomotique de la base du limbe est relativement simple, il n'en est pas de même de la base du pétiole dont les 5 ou 7 faisceaux distribuent leurs éléments dans les trois faisceaux caulaires de la phylle. C'est le trajet plus ou moins transverse des vaisseaux au cours de leur différenciation basipète qui semble à l'origine de ce plexus. On peut voir ainsi, sur la figure 48, que la trachée correspondant à la différenciation basipète du système nodal de deuxième ordre II de la nervure médiane réunit le faisceau 1 du pétiole au faisceau A¹ caulaire. On note que cette trachée n'est différenciée que dans les zones nodales. A la base du faisceau 2 A du pétiole une trachée récente (moins étirée) poursuit sa différenciation dans le faisceau caulaire B¹. Cette trachée correspond à la différenciation du système nodal de deuxième ordre I de la nervure médiane. On peut suivre le trajet de la différenciation en aval de ces deux systèmes nodaux de deuxième ordre I et II dans le schéma 9. Leur croisement à la base du pétiole constitue un chiasma.

D'autre part, dans la figure 48, de la base du faisceau 3 A une trachée, qui représente le produit de la différenciation

basipète d'un système nodal de deuxième ordre situé le long de la nervure latérale, se poursuit vers le faisceau B^1 de la caule. L'élément unique constituant le faisceau $4A$ qui correspond au système nodal prolongé de la nervure commissurale externe poursuit sa différenciation dans le faisceau A^1 .

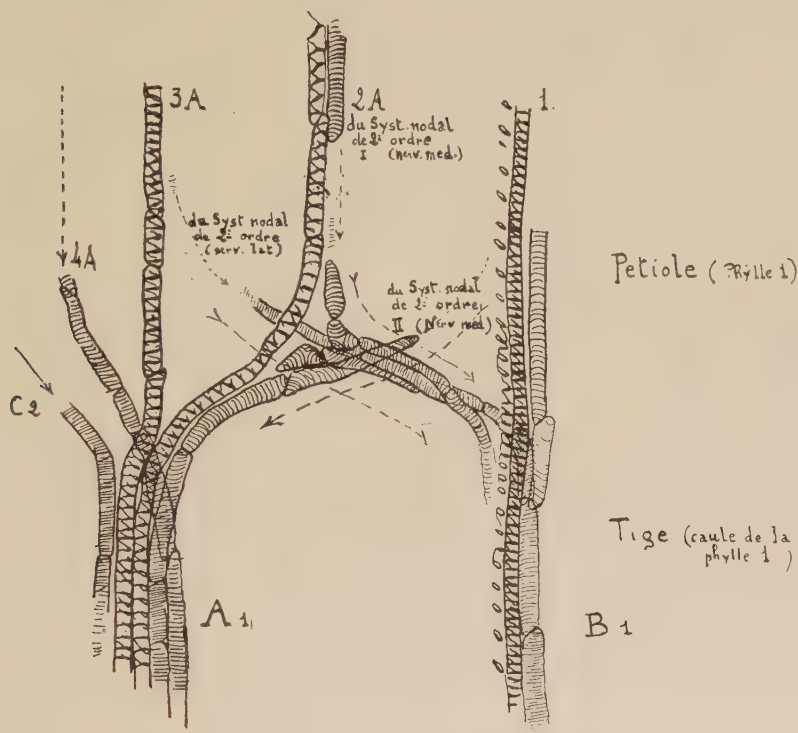


FIG. 48. — Formation de la région anastomotique de la base du pétiole.

Mais, à ce stade de la formation de la feuille 1, la feuille 2 a déjà commencé sa différenciation et l'on peut voir son faisceau caulaire C^2 se prolonger le long des éléments du faisceau A^1 ce qui est également représenté sur notre schéma 9 (I).

En définitive, le faisceau C^2 qui correspond à la formation de la nervure latérale gauche de la feuille 2 se différencie en même temps que le vaisseau prolongeant la nervure commissurale externe de la feuille 1, et que d'autres vaisseaux prolongeant des nervures de deuxième ordre de cette même feuille. Il n'y a de différences que dans le fait que ces élé-

ments se sont formés dans le limbe de la feuille 1 dont ils ont contribué à former les nervures et le pétiole puis les faisceaux caulaires, tandis que dans la feuille 2 le vaisseau s'est différencié à sa base et a de ce fait aussitôt pris part à l'édification de la tige, et constitué le faisceau caulaire C^2 .

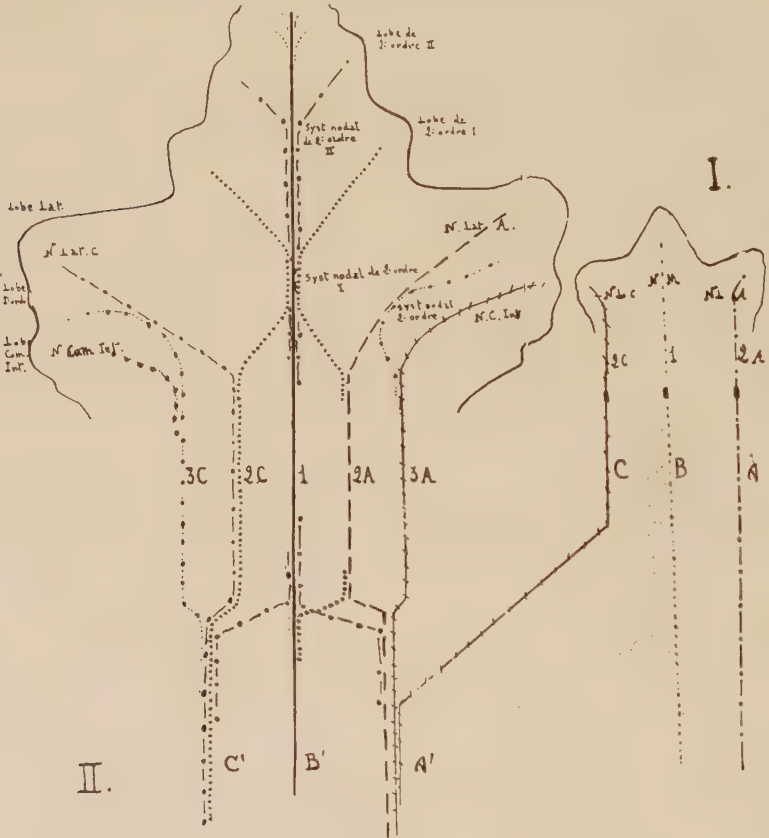


SCHÉMA 9.

Ordre de différenciation des faisceaux dans le temps sur deux feuilles voisines.

I. Feuille à 3 faisceaux pétioles.

II. Schéma vasculaire de la feuille à 5 faisceaux pétioles.

- Premier appar
- - - Deuxième appar
- Troisième appar
- . - . - Quatrième appar
- ++++ Cinquième appar
- • • • • Sixième appar

La différenciation vasculaire dans la feuille.

Historique.

Les auteurs qui se sont occupés de la formation des vaisseaux et des faisceaux dans la feuille ont donné des explications, en apparence contradictoires, basées pourtant sur des observations rigoureuses.

C'est ainsi que, pour LESTIBOUDOIS en 1840, le système vasculaire des feuilles est formé par les terminaisons des fibres caulinaires qui, s'échappant de la tige, s'épanouissent et se divisent [130]. L'auteur en déduit que la disposition des fibres caulinaires détermine la disposition des feuilles, et il expose sa théorie de la *Phyllotaxie Anatomique* [131]. HANSTEIN [119], au contraire, critique LESTIBOUDOIS et la théorie des ramifications des faisceaux. Il ne peut se résigner à considérer comme de simples ramifications les faisceaux qu'il étudie sous le nom de *traces foliaires* dont le volume augmente de bas en haut. C'est également l'opinion de LIGNIER et de COL. Ces auteurs admettent donc que les faisceaux se forment dans la feuille et se différencient de haut en bas. Nous savons que d'autre part ils admettent l'existence d'un système libéro-ligneux propre à la tige, mais nous avons prouvé que tout le système vasculaire de la tige est formé par la coalescence des systèmes des phylles successives.

En ce qui concerne la formation morphologique et la différenciation des vaisseaux dans la feuille, DE CANDOLLE en 1868 [38, 39], STEINHEIL en 1837 [177], MOHL en 1840 [152] et GRAVIS en 1899 [110] soutiennent que le sommet de la feuille apparaît d'abord, bientôt suivi par la gaine et que la croissance semble se poursuivre de haut en bas.

Pour NOEGELI en 1858 [157], les cordons vasculaires se forment vers le milieu de la feuille et de là s'accroissent vers le haut et vers le bas.

En 1870 GUILLARD [117] constate que les premières trachées apparaissent au milieu de la longueur du pétiole et s'étendent ensuite vers le haut et vers le bas.

Par contre, DE LANESSAN, en 1877 [126], dans le but de vérifier NOEGELI et DE BARY, admet dans les feuilles de Rubiacées et de Labiées, que les premières trachées se forment au

sommet du lobe foliaire et que le développement est basipète.

Dans ses nombreuses recherches sur la formation des feuilles TRECVL en 1853 [183], en 1881 [185] et en 1891 [186] est d'avis que les premiers vaisseaux des nervures naissent de bas en haut si la croissance est lente et de haut en bas si la croissance est rapide. Tandis que, pour MASSART en 1894, c'est sous l'influence de la sélection naturelle que les organes devant fonctionner les premiers naissent les premiers et, s'ils doivent fonctionner en même temps, ils naissent par ordre de taille [145]. GRAVIS [*loc. cit.*, p. 166] ajoute qu'en effet dans bien des cas les variations ont des causes mécaniques (pression réciproque des feuilles dans le bourgeon, épanouissement de la partie terminale avant celui de la partie basale des appendices).

Conclusions.

En ce qui concerne nos recherches nous avons observé que les vaisseaux dans les feuilles se différenciaient à partir d'une zone de moindre étirement que nous avons appelée *zone nodale*. Du système nodal la différenciation se dirige avec des activités différentes en amont et en aval. Le vaisseau différencié est primitivement isolé. Les premiers systèmes nodaux sont situés à la base du primordium foliaire ; la différenciation se poursuit plus rapidement en aval qu'en amont et ce fait est nécessité par le contact avec le système conducteur sous-jacent. L'observation de TRÉCVL paraît de ce fait rigoureusement exacte. En effet, l'isolement du système nodal est une conséquence de la rapidité de la croissance, comme nous l'avons dit à propos de la formation de la jeune tige. Nous avons ajouté que si cette croissance est lente le système nodal n'est pas isolé de l'appareil conducteur sous-jacent et c'est alors en amont que débute sa différenciation.

Il est nécessaire toutefois d'ajouter que, *de toutes façons tôt ou tard, la différenciation est nodifuge*, c'est-à-dire qu'elle se fait en amont et en aval. C'est d'ailleurs ce qu'ont observé NOEGELI, GUILLARD et BUGNON dans le *Ribes Sanguineum* [31].

Si, pour DE CANDOLLE, STEINHEIL, MOHL et DE LANESSAN, la différenciation se fait de haut en bas, il est utile de constater qu'ils ont observé le sommet de la feuille. Dans ces conditions,

par rapport à l'ensemble de l'appendice, la différenciation est basipète.

En définitive, nous concluons que la *différenciation est toujours nodifuge et que l'édification de la feuille se fait par étapes successives, par formation de systèmes nodaux nouveaux se propageant de la base au sommet et du centre vers la périphérie.*

Comme tous les systèmes nodaux observés jusqu'ici, les systèmes nodaux de deuxième ordre, assez éloignés de la base de la feuille, lors de leur différenciation basipète se lignifient par étapes, d'abord au niveau des nœuds, puis dans les régions internodales.

En résumé la feuille s'établit par formation de systèmes nodaux de premier ordre, puis de deuxième et de troisième ordre.

1° Dans un premier stade un système nodal médian puis deux systèmes nodaux latéraux, l'un en avance sur l'autre, se forment à la base du primordium foliaire. Ils paraissent correspondre à trois lobes de premier ordre : le lobe médian et les deux lobes latéraux. Le pétiole virtuel (non cylindrique mais aplati) possède alors trois faisceaux.

2° D'autres systèmes nodaux de premier ordre également se forment latéralement. Ils paraissent correspondre aux nervures et lobes commissuraux internes de premier ordre. Le pétiole possède alors 5 faisceaux, tandis que les trois faisceaux caulaires de la phylle ont de nombreux éléments.

3° Dans une région plus périphérique les systèmes nodaux, paraissant correspondre aux nervures et lobes commissuraux externes, se différencient à leur tour. La feuille possède alors toutes ses nervures de premier ordre et, dans son pétiole mieux individualisé, on compte 7 faisceaux.

4° Dans le même temps, le long de la nervure médiane d'abord, se différencient des systèmes nodaux de deuxième ordre. Ils semblent correspondre aux nervures et lobes de deuxième ordre du lobe médian.

5° Sur toutes les nervures de premier ordre, latérales d'abord, puis successivement commissurales internes et externes, se forment d'autres systèmes nodaux de deuxième ordre,

Corrélativement le nombre des éléments augmente dans les faisceaux des nervures de premier ordre, puis dans les faisceaux du pétiole et les faisceaux caulaires.

6° A un stade plus avancé, le long des nervures de deuxième ordre, naissent des systèmes nodaux de troisième ordre qui correspondent à des nervures de troisième ordre dont les lobes sont d'ailleurs peu individualisés. La surface de la feuille s'étend corrélativement. Nous verrons dans la feuille adulte que les nervures principales possèdent alors plusieurs faisceaux.

7° A l'extrémité des nervures le faisceau s'allonge par un système nodal apical. Un réseau de trachéides relie entre elles toutes les nervures.

Tous ces systèmes nodaux se différencient en amont et en aval. Du côté basipète les faisceaux deviennent de plus en plus importants et les cloisonnements secondaires paraissent dans le pétiole et les nervures. Les trachées, s'anastomosant en faisceau, peuvent se fusionner pourvu que leur formation ait lieu à la même époque, quelle que soit d'ailleurs la partie de la feuille à la base de laquelle elles se sont différenciées.

En résumé tout se passe comme si, dans cet appendice dorsiventralisé, aplati et à symétrie bilatérale que constitue la feuille, la formation des lobes correspondrait à une portion du sommet végétatif ou mamelon initial entraîné dans l'appendice. A ce sommet végétatif correspondrait la formation d'un système nodal.

Egalement tout se passe comme si l'ensemble des vaisseaux différenciés en aval de ces systèmes nodaux sont coalescents mais dans un plan ; comme dans la tige l'ensemble des vaisseaux différenciés en aval des systèmes nodaux des différentes phylles sont coalescents dans un corps plus ou moins cylindrique.

Les systèmes nodaux qui sont à l'origine de la différenciation vasculaire paraissent avoir la même constitution partout, que ce soit dans la tige ou dans la feuille.

CHAPITRE II.

ÉTUDE DE LA FEUILLE ADULTE.

Nous avons appelé feuille adulte, une feuille normalement constituée dont le pétiole individualisé présentait un minimum de 9 faisceaux disposés en arc plus ou moins fermé.

Les nervures latérales, commissurale interne et commissurale externe sont soudées à la base du limbe en un tronc commun.

Tandis que la feuille constituée comme nous venons de l'indiquer se développe, nous constatons l'apparition de deux phénomènes nouveaux.

1° La formation d'une assise génératrice secondaire.

2° L'augmentation du nombre des faisceaux dans les nervures et le pétiole.

I. Formation d'une assise génératrice secondaire.

Tant que fonctionne le méristème végétatif des lobes de différentes grosseurs, des vaisseaux nouveaux se forment au niveau des systèmes nodaux les derniers formés. Ces vaisseaux suivent, en se maintenant parallèles, les vaisseaux les plus anciennement formés (plus étirés) ; le long de la face ventrale de ceux-ci ils constituent avec eux le faisceau ligneux d'une nervure de 2° ordre ou de 3° ordre.

Dans les nervures de premier ordre apparaît l'assise génératrice normalement placée entre les plus récents vaisseaux primaires et le liber externe. On voit alors les derniers vaisseaux des nervures de troisième ordre se prolonger sans discontinuité par des éléments vasculaires nés de cette assise génératrice. Si bien que, comme dans la tige, un vaisseau que l'œil peut suivre de haut en bas se révèle lorsqu'on l'étudie sur une suite de coupes transversales comme de formation

primaire dans la partie amont de son trajet et de formation secondaire dans la partie aval.

La notion de bois primaire et de bois secondaire, à laquelle l'anatomie descriptive donne une importance de premier plan, se révèle donc comme sans importance dans l'étude « in situ » de l'appareil vasculaire et de sa différenciation.

Remarquons que, chez les Cucurbitacées, dans les nervures cette assise génératrice apparaît comme formée par un cloisonnement parallèle aux bords externes du xylème et semble provoquée par la compression de la dernière assise procambiale entre le liber sans cesse accru et un xylème dont les vaisseaux ont un diamètre sans cesse croissant.

II. Augmentation du nombre des faisceaux des nervures.

A mesure que se développe le système conducteur de nouvelles régions nodales, le nombre des éléments augmente dans les faisceaux, puis le nombre des faisceaux croît à l'intérieur des nervures par un phénomène auquel, dans la tige, nous avons donné le nom de dédoublement. Ce dédoublement consiste essentiellement en la division d'un faisceau en deux ou plusieurs tronçons par constitution d'un parenchyme indifférencié entre les trachées. Les dédoublements se forment toujours au niveau des nervures de premier ordre médianes d'abord, puis latérales et commissurales, et plus tard dans les nervures de second ordre ; mais le processus de formation est le même.

Dans la nervure médiane, par exemple, au niveau du système nodal de deuxième ordre le plus inférieur, les éléments prolongeant les vaisseaux des deux nervures de deuxième ordre s'accolent latéralement aux vaisseaux de la nervure médiane (plus anciens donc plus étirés). A la base des éléments prolongeant la nervure de deuxième ordre se séparent progressivement formant un sinus profond et aigu. Puis ils se prolongent dans les faisceaux 2 A et 2 C du pétiole (fig. 49).

Sur une feuille un peu plus âgée, nous constatons que les deux sinus s'allongent le long de la nervure médiane et progressivement les vaisseaux des nervures de deuxième ordre se divisent en deux groupes dont l'un vient suivre le faisceau

médian de la nervure médiane, l'autre chemine parallèlement à ce faisceau. Il y a eu dédoublement des éléments se différenciant à la base de la nervure de deuxième ordre (fig. 50).

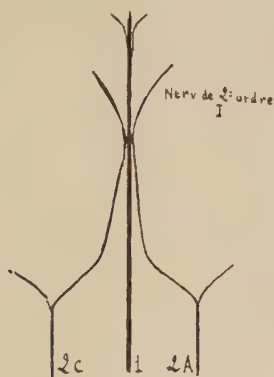


FIG. 49. — Première phase du dédoublement des faisceaux le long de la nervure médiane.

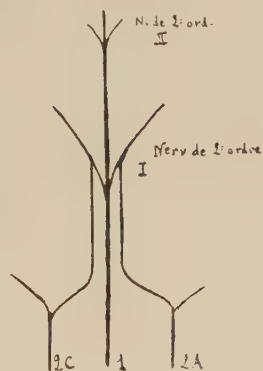


FIG. 50. — Deuxième phase du dédoublement des faisceaux le long de la nervure médiane.

A un stade plus avancé encore le système nodal de deuxième ordre n° II subit le même dédoublement. De part et d'autre une partie des vaisseaux prolongeant les éléments des nervures de deuxième ordre II constitue un faisceau indépendant qui, au nœud inférieur I, poursuit sa différenciation dans les

deux faisceaux latéraux dont nous avons étudié la formation (fig. 51). Mais à son tour ce faisceau latéral peut se dédoublement et nous avons alors une nervure médiane comprenant à sa base 5 faisceaux.



FIG. 51. — Troisième phase du dédoublement des faisceaux le long de la nervure médiane.

Dans ce phénomène, le retard que nous constatons dans la différenciation vasculaire du côté de la feuille distal par rapport à la vrille ne se perçoit plus. Ce fait nous donne une raison de plus de penser que, dans les premiers stades de la formation de la feuille, il n'était dû qu'à la compression par suite du recouvrement de cette partie de la feuille dans le bourgeon.

Bien entendu le nombre des faisceaux des nervures est lié

au stade d'évolution de la feuille, et il peut arriver jusqu'à sept faisceaux dans la nervure médiane.

III Augmentation du nombre des faisceaux du pétiole.

(région anastomatique de la base du limbe.)

A la base du limbe de la feuille est située une région anastomotique compliquée. Dans la jeune feuille elle est constituée par le trajet transverse des vaisseaux des nervures qui se prolongent en aval dans les faisceaux pétiolaires. LOTAR, qui en donne une étude très détaillée et une projection dans l'espace remarquable, conclut [141, p. 80] que « *tout le système des faisceaux du pétiole, sauf le faisceau 1 (faisceau médian dorsal) vient s'éteindre sur ce réseau diaphragmatique qui est à la base de la nervure médiane de la feuille des Cucurbitacées* ».

L'auteur fait d'ailleurs les mêmes observations en ce qui concerne les nervures latérales et les nervures secondaires à propos desquelles il répète que les faisceaux semblant continuer les faisceaux pétiolaires en sont en réalité séparés par des diaphragmes (p. 82).

A. — Description de l'anastomose basilaire du limbe dans une feuille à 11 faisceaux pétiolaires.

1° EXAMEN IN SITU.

Dans la figure 52 on voit une nervure latérale à 4 faisceaux. Le faisceau v le plus gros est dorsal alors que latéralement les faisceaux x et z sont moins développés, tandis que le faisceau y est ventral et réduit.

Le tronc commissural provenant de la fusion des deux nervures externe et interne présente 5 faisceaux dont l'un latéral, le plus rapproché de l'axe de la feuille, est le plus développé, c'est le faisceau B. Le faisceau A médian dorsal vient ensuite, puis le faisceau C latéral et enfin les deux faisceaux E et D ventraux qui sont les moins développés.

Dans le tronc latéral commun aux nervures latérale et commissurale les faisceaux E v et z se fusionnent et après

s'être anastomosés avec le faisceau N de la nervure médiane se différencient dans le faisceau 2 A ou 2 C du pétiole.

Le faisceau B et le faisceau v cheminent côte à côte pendant toute la longueur du tronc commun à la base duquel ils se dédoublent. La plupart des vaisseaux de v viennent se différencier parallèlement aux éléments de E, Y, Z. et N dans le faisceau 2 C.

Le faisceau 3 C du pétiole est formé par la différenciation basipète du restant des éléments de v, de la totalité des éléments de B et d'une partie des éléments de A.

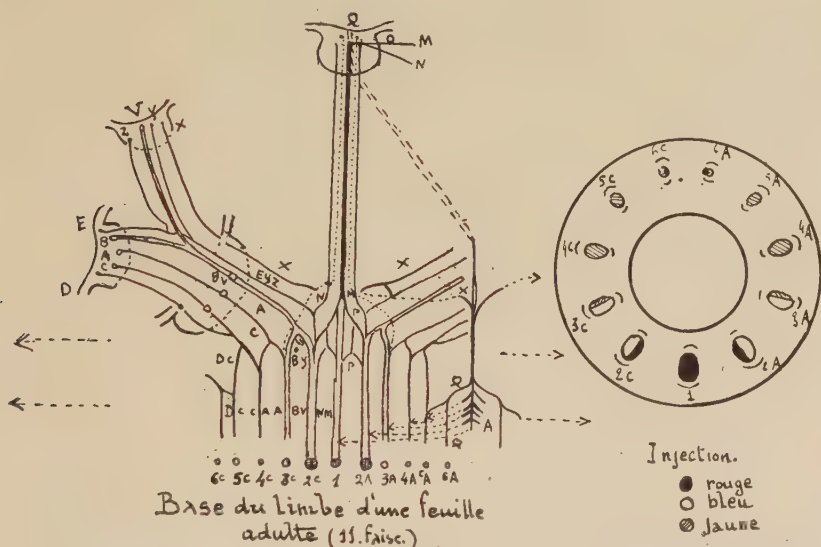


FIG. 52. — Région anastomotique de la base du limbe d'une feuille adulte à 11 faisceaux pétiolaires.

Le faisceau 4 C est formé par une partie des éléments de A et une partie des éléments de C. Le faisceau 5 C est formé des vaisseaux prolongeant les éléments des faisceaux C et D de même que certains éléments différenciés à la suite du faisceau X.

Les faisceaux 6 C et 6 A sont formés par des éléments différenciés à la suite des faisceaux qui, au cours de leur trajet, se fusionnent ventralement dans le sommet du pétiole avec des éléments Q de la nervure médiane.

Cette nervure médiane comporte 7 faisceaux : un faisceau médian M, deux faisceaux latéraux dorsaux N, deux faisceaux

latéraux ventraux 0 et deux faisceaux ventraux plus ou moins intimement soudés 0.

Si l'on examine la participation que prennent les éléments de la nervure médiane dans la formation du pétiole, le faisceau 1 prolonge la plus grande partie du faisceau M.

Le faisceau 2 C, par exemple, prolonge les éléments de N, quelques éléments de M et des éléments des faisceaux V, E, V, Z. Dans le faisceau 3 C, déjà formé par des éléments de V, B, A, se prolongent les vaisseaux du faisceau 0 de la nervure médiane.

Signalons de plus qu'une partie des vaisseaux des faisceaux 0 émettent transversalement, à l'intérieur de l'arc des faisceaux pétiolaires, un réseau en barbe de plume qui à l'aide de trachéides est en relation avec tous les autres faisceaux du pétiole.

Au total, les faisceaux de la nervure médiane se distribuent dans les faisceaux pétiolaires 1, 2 A et 2 C et même 3 A et 3 C, 6 A et 6 C.

Les faisceaux de la nervure latérale se distribuent dans les faisceaux 2 et 3 du côté correspondant et par les éléments du faisceau X dans les faisceaux 5 et 6.

Les faisceaux des nervures commissurales se prolongent dans les faisceaux 3, 4 et 5.

2° INJECTIONS DES NERVURES SUR MATÉRIEL FRAIS.

Nous avons pu mettre en évidence les résultats de cette observation *in situ* par transparence, au moyen des injections de colorants solubles par l'extrémité des nervures médiane, latérale et commissurale.

Une feuille de *Cucurbita pepo* (variété horticole Courgette) et comprenant 11 faisceaux dans son pétiole est à cet effet préparée afin d'isoler les nervures. L'extrémité de celles-ci tronquée est plongée dans des colorants. La nervure médiane a été ainsi colorée par la safranine, la nervure latérale par du bleu de méthylène aluné, les nervures commissurales par une solution de chrysoidine (fig. 52, partie droite).

Dans le pétiole les coupes transversales présentent un faisceau 1 dorsal entièrement coloré en rouge.

Les faisceaux 2 A et 2 C sont teintés de rouge sur leur côté axial et de bleu sur l'autre partie qui comporte un plus grand nombre d'éléments.

Les faisceaux 3 A et 3 C sont teintés de bleu sur leur côté axial et de jaune sur le côté opposé, tandis que tous les autres faisceaux sont colorés en jaune. Les faisceaux 6 C et 6 A ont cependant sur leur bord interne quelques éléments colorés en rouge.

Cette expérience est pratiquement concluante. Les faisceaux du pétiole ne sont constitués que par le prolongement des éléments des faisceaux des nervures du limbe et on ne peut admettre comme LOTAR que les faisceaux s'arrêtent sur un réseau diaphragmatique à la base du limbe.

Si l'examen direct *in situ* se montre plus précis mais plus délicat, l'examen indirect après injection est plus probant et confirme avec éclat les observations sur cette région dans les jeunes feuilles.

B. — Examen d'une feuille à 14 faisceaux pétiolaires.

Après injection de la nervure médiane en rouge, de la nervure latérale en bleu et des nervures commissurales en jaune, on observe qu'une coupe dans le pétiole d'une feuille de la même variété présente 3 faisceaux dorsaux colorés en rouge. Ce sont les faisceaux 1, 2 A et 2 C. Dans une étude par transparence les éléments latéraux du faisceau médian M de la nervure médiane cheminent séparément et non plus accolés aux vaisseaux prolongeant les éléments des faisceaux V, E, Y, Z, et N. Le nombre des faisceaux du pétiole s'est donc accru par dédoublement.

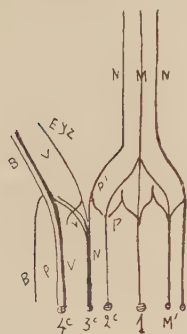


FIG. 53. — Région anastomotique médiane de la base du limbe d'une feuille à 14 faisceaux pétiolaires.

D'autre part on constate que les faisceaux 3 A et 3 C sont teintés de rouge et de bleu. D'après l'observation par transparence, le dédoublement s'est fait par division, au moyen d'une lame de parenchyme cellulosique, entre les éléments

différenciés à la suite du faisceau N de la nervure médiane (fig. 53). Dans une feuille plus âgée encore le nombre des faisceaux croît par dédoublement du faisceau 3 C et les dédoublements se propagent ainsi de la région dorsale à la région ventrale, pourvu que les faisceaux aient une taille suffisante.

C. — Feuille de *Cucurbita pepo* variété horticole Patisson.

La figure 54 représente les faisceaux du tronc commun aux nervures latérale et commissurales d'une feuille de variété différente à 11 faisceaux et la continuation de leurs éléments dans le pétiole. Dans le tronc on compte 5 faisceaux. Le faisceau dorsal très développé est formé par les éléments coalescents des faisceaux A, B et V, qui se poursuivent dans le pétiole en trois tronçons.

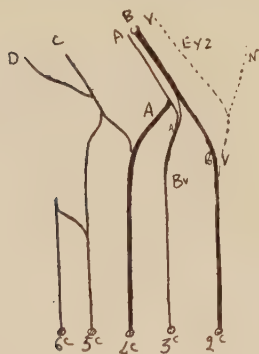


FIG. 54. — Région anastomotique médiane de la base du limbe d'une feuille à 11 faisceaux pétiolaires (variété patisson).

Le faisceau 2 C est formé par les éléments de E, Y, Z, N et une partie des éléments du faisceaux BV. Le faisceau 3 C est constitué par des éléments de BV et A. Le faisceau 4 C par des vaisseaux de A et C, etc.

Il n'y a, semble-t-il, qu'une différence avec la feuille de la variété Courgette : c'est la soudure du faisceau A au faisceau BV dans le tronc. Mais cette feuille nous montre toujours que les faisceaux du pétiole correspondent à la différenciation basipète des éléments des faisceaux des nervures qui prolongent eux mêmes des éléments des nervures de deuxième ou troisième ordre si la feuille est assez âgée.

Conclusions.

1° L'augmentation du nombre des faisceaux pétiolaires semble due à deux causes mécaniques.

a) La formation de nervures de premier ordre nouvelles dans le limbe donne autant de faisceaux nouveaux dans le pétiole et c'est ainsi que dans la jeune feuille nous sommes arrivés à sept faisceaux.

b) Ces sept faisceaux sont formés d'un nombre croissant d'éléments à mesure que la feuille se développe. Les faisceaux les plus volumineux dorsaux se dédoublent alors par un pro-

cessus identique à celui que nous avons indiqué pour les faisceaux de la tige et du limbe dans les nervures.

Le plus souvent il y a combinaison des deux procédés. Sur la face ventrale, en effet, paraissent des faisceaux prolongeant des nervures de deuxième ordre formées le long des nervures commissurales externes, tandis que sur la face dorsale les faisceaux se dédoublent. Il y a lieu d'observer que ce dédoublement n'a aucun rapport avec la manière dont se sont anastomosés les vaisseaux se différenciant à la base de nervures différentes.

2° Si l'on envisage *les causes ontogéniques* de l'augmentation du nombre des faisceaux dans le pétiole, elles n'ont qu'une seule et même origine : la différenciation basipète de systèmes nodaux appendicularisés et se formant de la base au sommet et du centre vers la périphérie et correspondant à des lobes ou lobules de deuxième et troisième ordre.

Les faisceaux du pétiole sont formés par la coalescence des faisceaux des nervures, comme les faisceaux internes de la tige étaient formés par la coalescence des faisceaux intercaulaires des phyllorhizes successives.

IV. Etude de la région nodale basilaire du pétiole.

Il nous reste à voir comment, dans un végétal adulte, les éléments vasculaires se poursuivent de la base du pétiole aux faisceaux caulaires de la tige.

Dans une feuille adulte, au niveau de la région nodale où s'insère la feuille sur la tige, se trouve un réseau anastomotique complexe présentant, d'après MANTEUFFEL, la forme d'un panier. LOTAR y décrit, comme dans toutes les régions nodales de la tige et de la feuille, des *arcs de renforcement* reliant entre eux les faisceaux pétiolaires. Il en donne aussi un dessin très complexe et une projection horizontale où ces arcs constituent de simples traits d'union entre les faisceaux du pétiole.

Notre étude de cette région dans la jeune feuille nous a montré que dans les premiers stades de sa formation ce réseau n'était représenté que par les trajets transverses des vaisseaux se différenciant d'amont en aval.

Nous allons décrire, d'après des préparations vues par

transparence, ce réseau très complexe qui vu de face prend la forme typique d'un fond de panier.

La figure 55 représente la base d'une feuille à 13 faisceaux pétioinaires vue par sa face extérieure. On y voit, de même que sur la microphotographie de contrôle (microphoto 5), qu'une partie des vaisseaux du faisceau dorsal I se différencie le long du faisceau *C* caulaire. Le faisceau *C* est formé également d'une partie des vaisseaux des faisceaux 2, 3, 4 *C* et de parties de moins en moins importantes des faisceaux 5, 6 et 7 *C*.

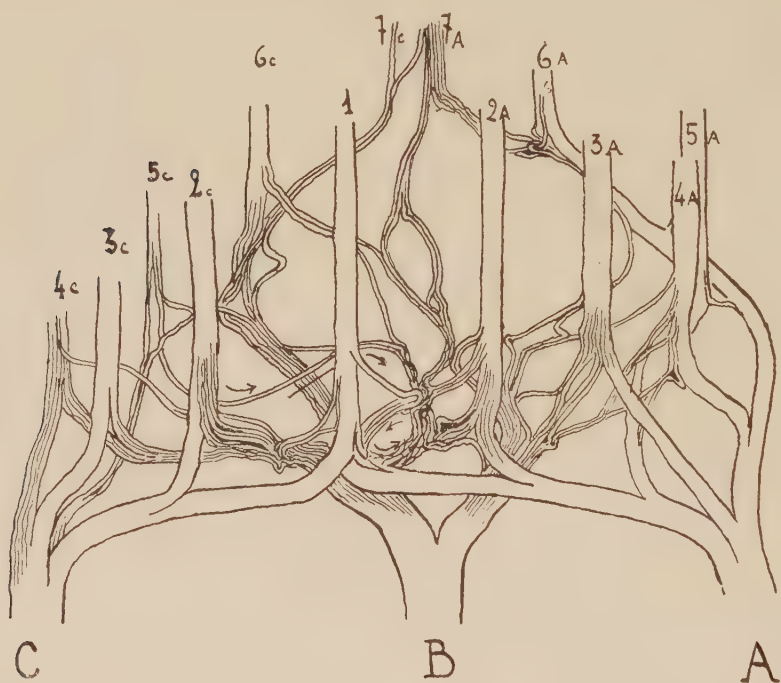


FIG 55. — Région anastomotique de la base du pétiole (face externe).

Symétriquement par rapport à un plan nous voyons le faisceau caulaire *A* constitué de la même façon. On note que, dans notre préparation, le faisceau médian *I* à la base du pétiole a subi une torsion, de sorte que la partie de ses vaisseaux se différenciant vers le faisceau *C* cache les parties se différenciant vers le faisceau caulaire *A* et le faisceau caulaire *B*.

Nous voyons d'autre part que chaque faisceau du pétiole différencie une partie de ses éléments vers le faisceau *B*. Ceci est particulièrement visible pour les faisceaux ventraux. Dans la figure 56 et la microphoto 9 qui représentent la face interne de l'anastomose, ces tronçons de faisceaux, avant de

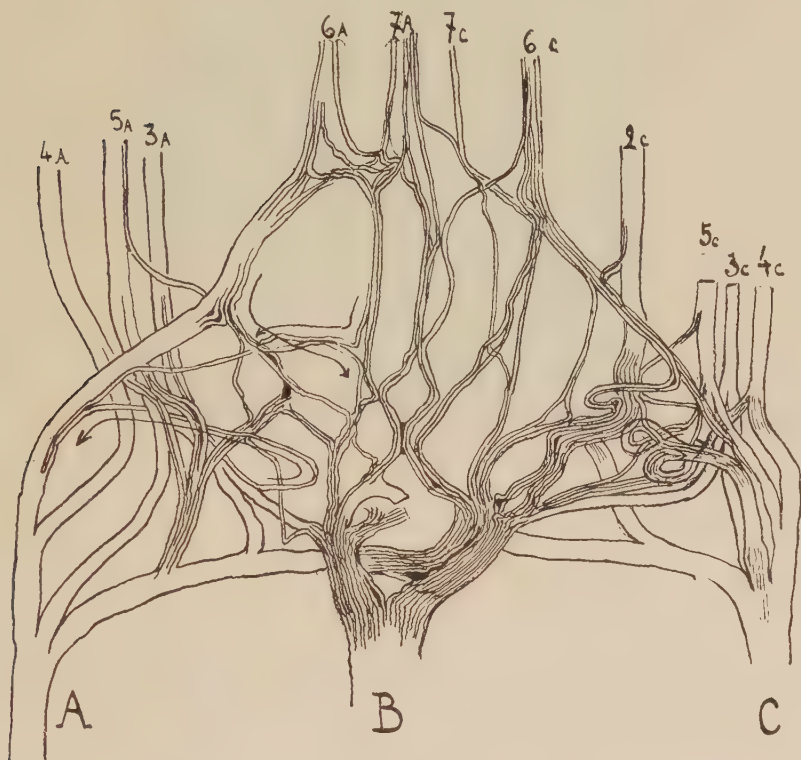
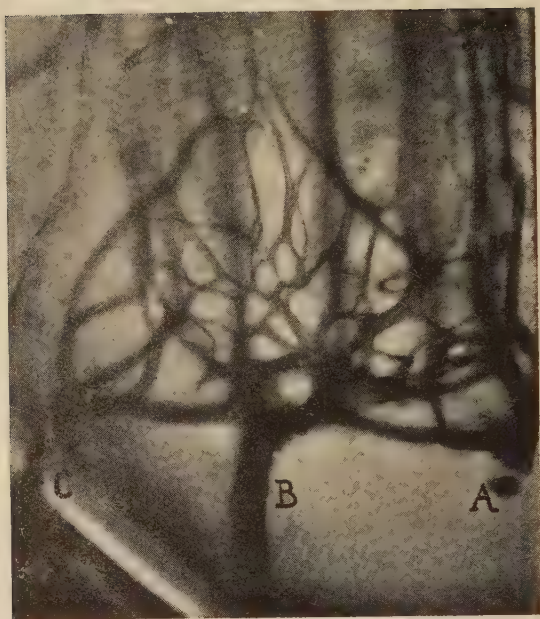


FIG. 56. — Région anastomotique de la base du pétiole (face interne).

rejoindre le faisceau caulaire *B*, se rapprochent les uns des autres, s'accolent, se séparent pour s'accoler à nouveau, se fusionnent et se dédoublent. Et le trajet sinueux de ces fragments de faisceaux simule grossièrement la vannerie d'un fond de panier.



MICROPHOTOGRAPHIE 9. — Microphotographie par transparence servant au contrôle de la figure 56.

(Erreur, le faisceau A est à la place du faisceau C).

Conclusions.

1° *En résumé, du point de vue topographique*, tous les faisceaux pétioleux contribuent à former le faisceau caulinaire *B* de la tige. D'autre part ils envoient des éléments dans le faisceau caulinaire latéral correspondant ; mais ceci n'est pas absolu, car certains éléments situés du côté *C* par exemple peuvent par le fond du panier se différencier vers le faisceau *A*.

Les arcs qui réunissent latéralement les bases des faisceaux du pétiole sont représentés par le trajet transverse des vaisseaux qui poursuivent leur différenciation vers l'un des faisceaux caulinaires latéraux.

2° *Du point de vue ontogénique*, dans tout ce panier de la base du pétiole où les dessins donnés par nos prédécesseurs n'évoquent que l'idée de raccordement pur et simple, d'arcs

de renforcement d'origine trachéidale entre les faisceaux du pétiole, nos observations nous montrent la contiguité des éléments des vaisseaux se différenciant dans le sens basipète.

Si nous remontons le long de ces vaisseaux à travers le pétiole, puis à travers les nervures de premier ordre, de deuxième ordre et, suivant le cas, de troisième ordre, ils correspondent dans une portion plus ou moins éloignée de la base du limbe à la différenciation basipète de systèmes nodaux.

Dans un tel examen de bas en haut, donc à l'inverse du processus de différenciation, dans une zone inférieure au système nodal, ce vaisseau est souvent mixte par suite d'anastomoses avec d'autres éléments de même âge et, de bas en haut, toujours différencié aux dépens d'une assise génératrice secondaire ; il devient primaire, puis constitue en amont de son système nodal le protoxylème centrifuge de la nervure.

CHAPITRE III.

CONSÉQUENCES DANS LE PÉTIOLE DE LÉSIONS ENLEVANT DES SOMMETS VÉGÉTATIFS DANS UNE FEUILLE. (LÉSION ASYMÉTRIQUE).

Dans une étude sur l'asymétrie provoquée chez le pétiole de *Cucurbita pepo*, nous exposions en 1936 [158] que la symétrie naturelle était remplacée par une symétrie acquise. Nous reprenions là une expérience de JODIN [125] faite en 1900 sur les feuilles composées de légumineuses. Il est utile de rappeler que en 1913 TOURY [181] observait une non symétrie bilatérale chez un certain nombre de feuilles. L'auteur concluait qu'une disymétrie régulière est en général corrélative d'une disymétrie de même genre dans la tige sur laquelle s'insère la feuille considérée.

Notre but, dans les lésions asymétriques de la feuille, est aujourd'hui d'observer les conséquences dans le pétiole de la suppression de certains sommets végétatifs dans une partie de la feuille, comme nous avons étudié les conséquences de la suppression des phylles dans la tige et comme DAUPHINE a étudié les conséquences, dans la racine, de l'ablation de jeunes feuilles dans une germination.

Nous avons procédé ainsi : la partie droite du limbe est coupée à l'aide de ciseaux au ras de la nervure médiane alors que la feuille ne mesure que 3 mm. de longueur. Sur d'autres feuilles nous avons supprimé de la même façon la partie gauche du limbe ou la nervure médiane (ce qui constitue une lésion symétrique).

Le résultat de cette mutilation qui supprime ainsi des sommets végétatifs secondaires nous est donné par l'étude anatomique de la feuille lésée prélevée après 20 à 25 jours. Les faisceaux pétioles situés du côté lésé sont remarquable-

ment réduits, ce qui modifie le plan de symétrie normal (fig. 57). On peut voir sur la planche I le squelette par transparence d'une feuille normale et les coupes dans les régions inférieures du limbe et du pétiole. Dans la planche II après lésion la feuille a récupéré une symétrie morphologique grossière. Ana-

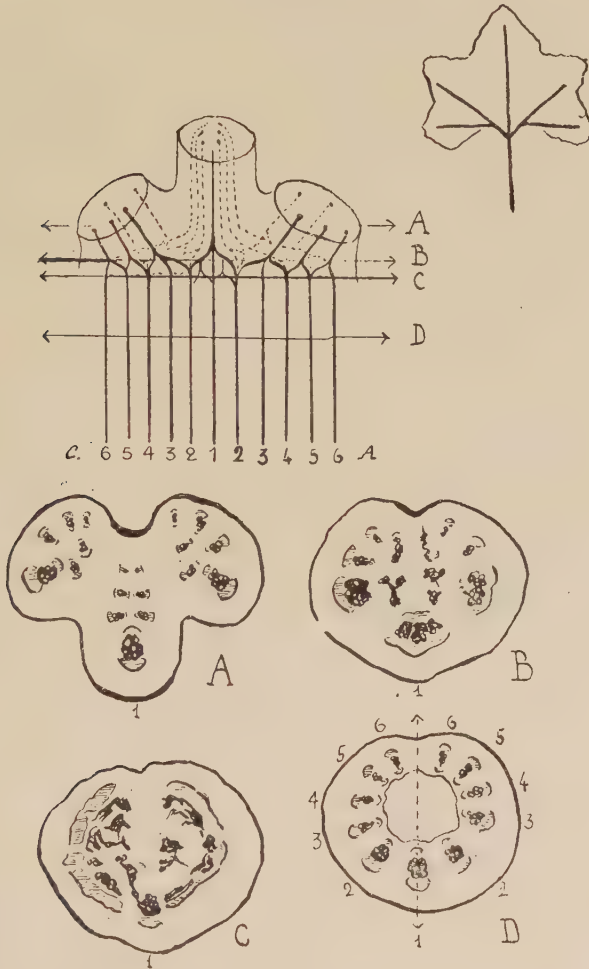


PLANCHE I.

FIG. 57. — Etude comparative de l'influence des lésions asymétriques sur le système vasculaire du pétiole.

I. — Feuille normale.

II et III. — Feuille lésée par suppression de la partie A de son limbe.

IV. — Feuille lésée par suppression de la partie médiane du limbe.

tomiquement les faisceaux correspondant au côté lésé, s'ils sont en même nombre, contiennent moins d'éléments et sont caractérisés par l'absence de formations secondaires.

On peut faire la même observation dans la planche III. Mais ici le nombre des faisceaux est réduit à 5 du côté lésé, tandis qu'il est de 6 du côté opposé.

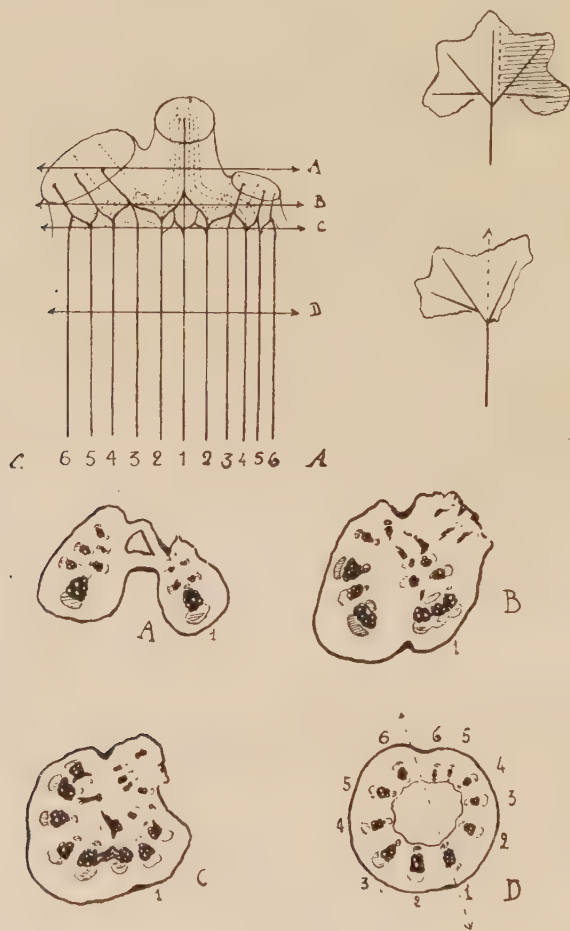


PLANCHE II.

Dans la planche IV enfin la nervure médiane de la feuille a été supprimée et le faisceau médian du pétiole est de ce fait réduit. Cette observation est d'ailleurs moins concluante

que celles des lésions asymétriques, car les gros faisceaux dorsaux 2 et 3 sont aussi formés par des éléments différenciés à la base des nervures latérales ce qui rend moins visible le manque des éléments différenciés à la suite de la nervure médiane.

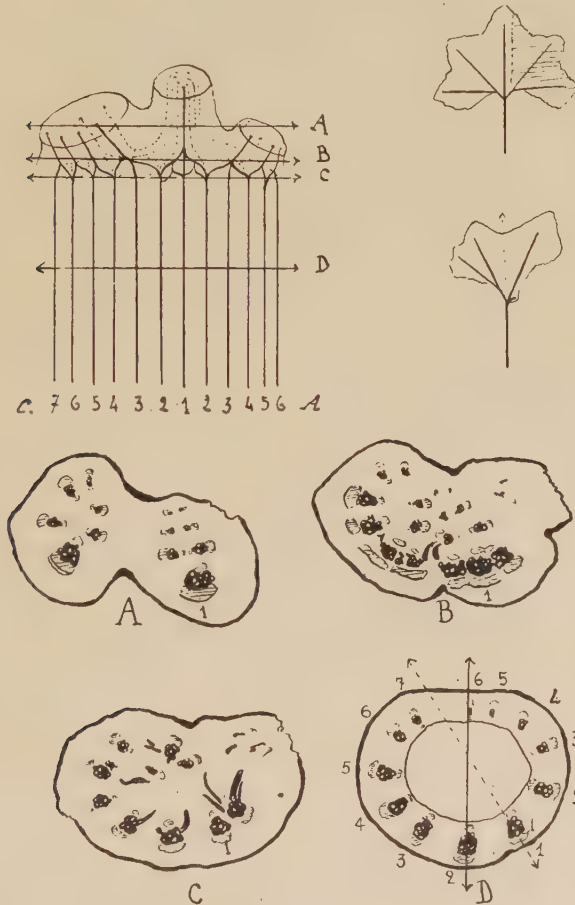


PLANCHE III.

On peut semble-t-il conclure de ces expériences que tout se passe comme si, en coupant une partie de la feuille, nous avons supprimé des portions d'un méristème végétatif et empêché de ce fait la formation de lobes nouveaux et, de façon concomitante, les systèmes nodaux correspondant à ces lobes.

Ces systèmes nodaux ne se formant pas, les éléments vasculaires du système conducteur sous-jacent restent et persistent dans l'état où ils étaient.

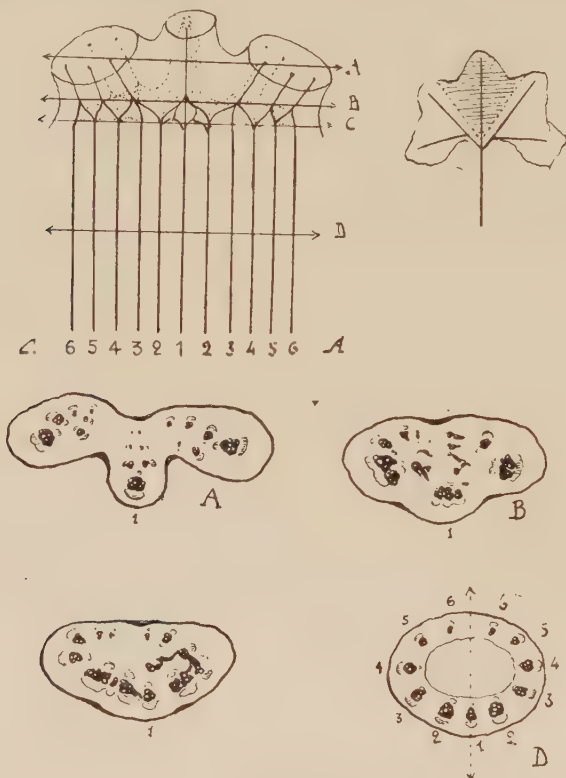


PLANCHE IV.

Si, à cette époque, les faisceaux présentaient des formations secondaires, elles persistent ; mais si le faisceau était uniquement composé d'éléments primaires, les cloisonnements secondaires n'y paraissent pas. Nous savons, en effet, que ces vaisseaux secondaires ne sont que le prolongement basipète d'éléments différenciés au niveau des systèmes nodaux.

Interprétation synthétique des observations sur la formation de la feuille.

Dans la feuille tout se passe comme si les nervures de premier ordre correspondaient à des lobes de premier ordre, les nervures de deuxième ordre à des lobes de deuxième ordre.

Tout se passe comme si ces lobes correspondaient à des fragments du méristème végétatif du bourgeon terminal issu lui-même de la continuation des cloisonnements de l'œuf primordial. Ces fragments se sont appendicularisés et développés dans un plan.

La différenciation ligneuse se fait à partir de zones nodales paraissant correspondre à ces lobes et elle se poursuit en amont et en aval ; nous avons dit qu'elle était nodifuge.

Les systèmes nodaux correspondant aux lobes ou lobules de l'appendice se forment de la base au sommet et du centre vers la périphérie.

Dans la région aval de la feuille les vaisseaux qui les prolongent sont coalescents, peuvent s'anastomoser et de haut en bas, après avoir constitué le protoxylème centrifuge de leur nervure, deviennent des éléments primaires et secondaires le long des faisceaux du pétiole et même des nervures primitives du limbe.

Dans la feuille adulte les faisceaux du pétiole sont dus à la coalescence des éléments des nervures. Les nervures de premier ordre sont dues à la coalescence des nervures de deuxième ordre. Le nombre des éléments des faisceaux augmentant, ceux-ci se dédoublent, dans le pétiole d'abord (de la région dorsale à la région ventrale), dans les nervures ensuite.

Dans leur différenciation basipète les éléments des vaisseaux des nouveaux lobes empruntent des trajets plus ou moins obliques dans les régions nodales de la base du limbe et de la base du pétiole. Tous ces éléments se prolongent dans la tige après s'être anastomosés et participent à l'édification des faisceaux caulaires d'abord, puis des faisceaux intercaulaires qui leur font suite.

Si la tige est due à la coalescence des caules des phyllorhizes différentes, *le système ligneux de la feuille paraît également dû à la coalescence de la base des éléments des lobes, qui constituent des fragments de la partie appendicularisée de la phylle.*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Ayant fait suivre de conclusions chacun des chapitres de ce mémoire, nous nous limiterons ici à un exposé synthétique de la structure anatomique de l'appareil conducteur vasculaire de *Cucurbita pepo* : dans la tige où nous recherchons les systèmes élémentaires des phyllorhizes consécutives ; dans les feuilles pour lesquelles nous nous sommes demandé si elles constituaient une entité.

Nos résultats d'observation tiennent de trois procédés d'investigation :

1° L'examen direct par coupes et surtout in situ par transparence ou après l'obtention des squelettes.

2° L'examen indirect après injection de couleurs pour retrouver à travers la tige le système conducteur correspondant à chaque phylle et dans la feuille le système conducteur correspondant à chaque nervure.

3° Expérimentalement par lésions supprimant des phylles en entier ou par parties et l'étude des conséquences de ces lésions dans la tige et dans la feuille.

Nos conclusions seront de deux sortes : topographiques, c'est-à-dire propres à l'anatomie du système conducteur des Cucurbitacées, et ontogéniques, c'est-à-dire que nous en déduirons quelques idées sur la valeur de la tige et de la feuille dans ce végétal. Nous ne séparerons pas ces deux catégories de conclusions, estimant que nous ne devons pas perdre de vue à travers la structure de *C. pepo* la recherche des unités qui participent à sa constitution.

Nous donnerons tout d'abord les conclusions tirées de quelques constatations générales sur la formation du système conducteur vasculaire.

L'ébauche du système vasculaire correspond toujours à un « Système nodal ».

On constate d'une façon constante, en effet, que la première ébauche de l'appareil vasculaire se fait dans des zones nodales et forme ce que nous avons appelé un « *système nodal* » représenté par une trachée isolée.

De ces systèmes nodaux la différenciation se fait dans les deux sens, *elle est donc nodifuge*. Mais tout dépend de l'endroit où l'on se place : par rapport à l'ensemble de la tige elle est basipète, elle paraît se faire dans le même sens par rapport à l'ensemble de la feuille, car dans les deux cas nous considérons la différenciation dans une zone située au dessous du système nodal primitif.

En aval de ce système nodal, en effet, la lignification se fait par étapes nodales paraissant progressivement de haut en bas, puis la lignification gagne les zones internodales. C'est donc au niveau des nœuds que paraît d'abord la lignification.

Si nous considérons que la formation des ornements spiraux lignifiés, que BARANETZKY [2] attribuait aux épaississements tertiaires de la membrane, est un phénomène qui n'intervient que lorsque la division des cellules est pratiquement arrêtée et que le noyau définitivement quiescent est sur le point de disparaître, comme l'a démontré récemment VIDAL [198], sur les *Equisetum*, nous serons amenés à concevoir que ces épaississements ne peuvent se lignifier que dans les points où la formation des cellules est la moins active. Or nous constatons que tous les organes aériens : tige, rameau et feuille sont constitués par des séries de zones nodales et internodales. Au niveau des nœuds l'accroissement selon l'axe de l'organe (allongement) est pratiquement nul ou du moins très réduit par suite d'une division cellulaire ralentie, tandis que dans les entre-nœuds cet allongement acquiert son optimum d'intensité.

Nous nous expliquons facilement ainsi que la différenciation du système conducteur vasculaire débute dans des zones nodales et se poursuit ensuite de part et d'autre à travers les zones internodales.

Dans la tige comme dans la feuille, toujours en ce qui concerne le système conducteur vasculaire, lorsque par un ensem-

ble de vaisseaux plus ou moins grand nous avons constitution d'un faisceau, le vaisseau qui constitue le protoxylème centrifuge du faisceau amont devient, au cours de sa différenciation basipète le long des faisceaux anciens sous-jacents, un élément primaire récent puis un élément secondaire. Nous en concluons :

1° *Que les termes de protoxylème centrifuge, bois primaire et secondaire n'ont de valeur absolue que considérée à un même niveau ou tout au plus dans un même entre-nœud.* CHAUVEAUD a en effet remarqué que le protoxylème centripète de la racine est toujours primaire, tandis que le soi-disant protoxylème centrifuge de la tige est souvent secondaire.

2° *La notion de bois primaire et de bois secondaire, à laquelle l'anatomie descriptive donne une importance de premier plan, se révèle comme sans importance dans l'étude in situ de l'appareil vasculaire et de sa différenciation.*

Ces deux faits nous constituent une preuve de plus que la tige n'est pas une entité et aussi que les formations secondaires ne sont pas comme l'avait admis HANSTEIN « propres à la tige ». Elles correspondent toujours au prolongement des éléments vasculaires situés quelque part dans une ou plusieurs phylles. Mais nous n'oublions pas que, du point de vue histogénique, les éléments de tous ces vaisseaux appartiennent au même titre que le conjonctif voisin à l'organe et au niveau où on les observe.

Conclusions ontogéniques et topographiques sur le système ligneux de la tige et de la feuille de *Cucurbita pepo*.

I. — La tige.

L'axe hypocotylé est formé par la coalescence des caules des deux premières phyllorhizes cotylédonnaires. Cette coalescence est si intime que les systèmes conducteurs sont eux-mêmes soudés en partie et qu'il y a formation de deux faisceaux mixtes.

Avec la première phylle épicotylée, la tige qui correspond à la caule possède trois faisceaux caulaires externes.

- Avec la deuxième phylle le premier entre-nœud inférieur possède 6 faisceaux dont trois caulaires et trois intercaulaires.

Avec la troisième phylle il y a 9 faisceaux dont trois nouveaux intercaulaires de la troisième phyllorhize dans le cercle interne.

Avec la 4^e phylle le premier entre-nœud possède 13 faisceaux. Cette structure est propre au premier entre-nœud épicotylé où le nombre des faisceaux se réduira à 12 par suite de la fusion des éléments caulaires du faisceau *A'* avec les éléments intercaulaires du faisceau *C*².

Mais le deuxième entre-nœud est normalement constitué des 10 faisceaux bicollatéraux avec la formation de la 5^e phylle. Dans ces 10 faisceaux il y a, dans le cercle externe, deux faisceaux caulaires *B* et *C* de la phylle 2, deux faisceaux intercaulaires *D* et *E* des phyllorhizes 3 et 4 tandis que le faisceau *A* est mixte, formé d'éléments caulaires 2 et intercaulaires 3. Dans le cycle interne les trois faisceaux *a*, *b*, *c* représentent des éléments intercaulaires de la phyllorhize 4, tandis que les faisceaux *d*, *e* et *a* sont formés par les éléments intercaulaires de la phyllorhize 5.

La coalescence des caules de 4 phylles consécutives suffit à former les 10 faisceaux, et ce nombre reste fixe avec la formation de nouvelles phyllorhizes en amont dont les éléments intercaulaires au bout de 2 ou 3 entre-nœuds au maximum rentrent, au cours de leur différenciation basipète, dans le cercle interne de faisceaux.

Dans l'axe hypocotylé les éléments de chaque phyllorhize épicotylée se poursuivent par des vaisseaux intercaulaires cheminant exclusivement le long des faisceaux mixtes I et II.

La distribution des éléments des différentes phyllorhizes se fait dans ces faisceaux suivant un ordre constant.

A la base de l'axe hypocotylé ces éléments intercaulaires se continuent par des faisceaux ou éléments radiculaires.

*
**

Avant qu'une phylle ait terminé sa formation, d'autres ont déjà commencé la leur ; et cette accélération se fait à un rythme croissant de la base au sommet. *Il en résulte une condensation telle que nous avons rapidement formation d'un bourgeon terminal* où les parties appendiculaires des phylles recouvrent le mamelon initial.

Au dessous du bourgeon terminal il faut arriver à la quatrième phylle dont le système conducteur soit différencié pour trouver la structure normale.

**

La ramification de la tige se fait par formation d'un bourgeon axillaire à l'aisselle d'une feuille. L'édification du rameau se fait exactement comme celle de la tige épicotylée. *À la base du rameau les éléments des phyllorhizes latérales se continuent par des vaisseaux intercaulaires le long de deux faisceaux internes de la tige mère qui jouent, de ce fait, le même rôle que les faisceaux mixtes hypocotylés.* La distribution des éléments des phyllorhizes latérales s'y fait d'ailleurs comme dans l'hypocotyle, dans le même ordre.

La seule différence réside en ce fait que *la partie appendiculaire de la première phylle latérale constitue la vrille.*

En résumé la jeune tige est donc bien formée par la coalescence des caules des phyllorhizes successives.

En effet :

1° « *Le développement de l'appareil conducteur nous montre qu'il existe un parallélisme complet entre la morphologie externe et la morphologie interne, puisque l'appareil vasculaire de la jeune tige est constitué par la formation répétée de systèmes élémentaires correspondant chacun à l'une des phyllorhizes* », ainsi que l'a dit très justement CHAUVEAUD.

Cette coalescence est si intime que les systèmes conducteurs des différentes phylles sont intimement soudés :

A. *Par formation de faisceaux mixtes :*

Par exemple les deux faisceaux caulaires mixtes de l'hypocotyle,

le faisceau mixte caulaire et intercaulaire A externe,

le faisceau mixte externe D formé par des éléments intercaulaires de phyllorhizes différentes.

Tôt ou tard tous les faisceaux internes qui collectent les éléments intercaulaires des phylles supérieures à partir de la troisième en amont sont mixtes.

B. *Par anastomoses entre vaisseaux :*

Les vaisseaux de mêmes phylles ou de phylles différentes s'anastomosent au sein de ces faisceaux, quel que soit le seg-

ment de végétal à la base duquel ils se sont différenciés pourvu qu'ils aient le même âge.

2° *La différenciation est basipète dans la tige, elle est en réalité nodifuge.* A chaque phylle correspondent trois faisceaux : ces faisceaux naissent de trois systèmes nodaux ; l'un médian d'abord, puis le latéral proximal par rapport à la vrille et enfin le latéral distal.

Nous appelons systèmes nodaux la première ébauche du faisceau qui correspond à une zone nodale. *Les premiers systèmes nodaux paraissent dans la phylle* dans la région qui sépare la caule de la feuille : exactement *à la base du pétiole*. De ces systèmes isolés la différenciation ligneuse se fait dans les deux sens, vers le haut et vers le bas ; elle est donc nodifuge.

A. Dans un premier temps la lignification gagne le système conducteur sous-jacent par étapes nodales d'abord puis par lignification des zones internodales.

B. La différenciation marque en aval un temps d'arrêt lorsque le contact est établi avec le système vasculaire sous-jacent. Alors se différencie, en amont du système nodal primitif, le faisceau correspondant à la feuille.

C. La feuille poursuit sa formation pendant que la différenciation reprend en aval le long des faisceaux sous-jacents vers la racine. Durant cette différenciation, la trachée constituant le protoxylème centrifuge devient successivement un élément vasculaire récent et un élément secondaire. Durant ce trajet aussi le vaisseau devient mixte par anastomose avec des trachées différenciées à la base de phylles différentes.

Il est à peine nécessaire de rappeler que la différenciation, si elle est basipète par rapport à l'ensemble de la tige, ce qu'ont constaté de nombreux auteurs, est en réalité nodifuge si l'on se place au point où s'est manifestée la première ébauche de la lignification.

*
**

Dans la tige adulte deux constatations s'imposent sur une coupe transversale :

a) Il n'y a pas individualité des cellules de l'écorce et du cylindre central puisque, dans l'éclatement de la gaine sclé-

reuse « péricyclique », ces deux tissus peuvent participer à réparer la brèche.

b) Les éléments caulaires situés dans les faisceaux externes A, B et C sont en grand nombre et de petit diamètre, tandis que les éléments intercaulaires ont un diamètre croissant dans les faisceaux intercaulaires externes et internes.

La tige est formée à ce stade par la coalescence des caules d'un très grand nombre de phylles supérieures. De ce fait sa complexité est croissante ; on constate en effet que :

A. *A la base des faisceaux caulaires de plus en plus riches en éléments, les vaisseaux intercaulaires qui les continuent ont tendance à se différencier de plus en plus rapidement dans le cercle interne.*

Il en résulte, au niveau des nœuds, des *anastomoses transversales* nouvelles décrites par les auteurs comme de simples traits d'union ou des arcs de renforcement. *Elles correspondent en réalité au trajet plus ou moins oblique d'un ou de plusieurs vaisseaux au cours de leur différenciation basipète.* Ces vaisseaux se différencient dans la zone nodale le long d'une série transversale de trachéides et passent ainsi d'un faisceau au faisceau inférieur voisin. Dans l'autre sens d'autres éléments vasculaires peuvent se différencier et nous avons *formation d'un chiasma*. Si, par suite de l'accroissement en largeur du nœud, la série de trachéides se rompt, le vaisseau peut retourner sur ses pas après avoir formé une boucle.

B. *De toutes façons la différenciation des éléments secondaires est basipète et se fait par étapes au niveau des nœuds d'abord, puis dans les régions internodales.*

C. Ces éléments secondaires correspondent toujours à un vaisseau caulaire ou intercaulaire différencié à la suite d'éléments phyllaires plus ou moins éloignés.

D. Par suite des anastomoses entre vaisseaux (qui ne sont conditionnées, toujours que par l'époque de la différenciation) les vaisseaux secondaires des faisceaux internes sont souvent mixtes, c'est-à-dire correspondant à la différenciation basipète des éléments de plusieurs phylles. Ces anastomoses se font surtout au sommet des entre-nœuds.

E. Les faisceaux externes sont caulaires et intercaulaires et l'un des 5 (le faisceau A) est mixte. Dans le cercle interne,

du fait que ces faisceaux continuent les éléments des faisceaux externes, ils sont intercaulaires et, par suite du grand nombre des phylles supérieures, ces faisceaux et la plupart de leurs vaisseaux sont mixtes.

F. Par suite de l'accumulation des phyllorhizes dans les bourgeons latéraux, les faisceaux internes de la tige mère proprement intercaulaires sont le siège de *dédoublements* qui, dans la tige adulte, n'affectent que deux faisceaux. Mais on constate que les faisceaux externes ne sont jamais dédoublés.



Dans les Vieilles Tiges, après la floraison, les éléments intercaulaires sont si nombreux que :

- a) Tous les autres faisceaux internes sont dédoublés ;
- b) D'autre part, par formation de nouvelles anastomoses transversales, de récents éléments intercaulaires empruntent le trajet des faisceaux externes, le cycle interne étant débordé. La coalescence des parties caulaires des divers phyllorhizes est à ce stade si intense qu'il est difficile de séparer et de suivre les systèmes conducteurs des différentes unités, si l'on n'emploie pas le procédé des injections colorées sur matériel frais ou squelettes préparés.



Si l'on supprime à l'état jeune les parties appendiculaires de certaines phylles, les faisceaux caulaires qui leur correspondent se trouvent réduits aux formations qu'ils possédaient lors de la lésion, les éléments secondaires n'y paraissent pas. Ces éléments correspondent donc au prolongement basipète dans la tige d'éléments dont on a empêché la formation en lésant la phylle. Ces éléments ne se forment pas davantage dans les faisceaux intercaulaires de la phyllorhize lésée.

Cet ensemble de faits montre avec éclat que du point de vue ontogénique la tige, quel que soit son âge, n'a qu'une origine : *elle correspond exclusivement à la coalescence des caules des phylles successives. Aucun des éléments qui composent son système vasculaire ne s'est différencié qui ne corresponde pas au prolongement caulaire ou intercaulaire d'un vaisseau ou*

de plusieurs situés dans une feuille ; et il n'existe pas de système vasculaire « propre à la tige ».

La tige est grêle et son système conducteur est pauvre si les phylles sont peu nombreuses naturellement (dans la jeune tige) ou par suite de lésions. Elle devient énorme et ses faisceaux internes typiquement intercaulaires sont dédoublés et débordés si ces phylles sont en très grande quantité.

II. — La Feuille.

Si l'on examine les diverses étapes de la formation de la feuille et sa structure adulte, on voit que son système conducteur est formé par un nombre croissant d'éléments. Dans la partie caulaire de la phylle qui lui correspond les faisceaux se développent de façon concomitante.

Dans la formation de la jeune feuille les trois faisceaux primitifs correspondaient à trois lobes dont les trois systèmes nodaux étaient situés à la base du pétiole. Latéralement d'autres systèmes nodaux à la base du limbe se forment ; ils paraissent correspondre aux nervures et lobes commissuraux internes. De la même façon dans une région plus périphérique encore d'autres systèmes nodaux paraissent qui correspondent aux nervures ou lobes commissuraux externes. La feuille possède alors tous ses lobes et nervures de premier ordre et dans son pétiole on compte 7 faisceaux.

Mais dans le même temps, le long des nervures de premier ordre, se différencient des systèmes nodaux de deuxième ordre. Ils semblent correspondre à des lobes et nervures de deuxième ordre. De la même façon se forment plus tard des nervures de troisième ordre.

Si la *différenciation* est basipète par rapport à l'ensemble de la feuille, il est plus exact de dire qu'elle est *nodifuge* et que dans ce cas le système nodal étant accolé à un vaisseau ancien, la différenciation se fait d'abord en amont puis en aval. Du côté basipète le nombre des éléments augmente dans les faisceaux.

*
**

Dans la feuille adulte par suite de l'accumulation des éléments des nervures se formant de la base au sommet et du

centre vers la périphérie, les faisceaux du pétiole augmentent en nombre :

a) par formation de faisceaux nouveaux de plus en plus ventraux ;

b) par dédoublement des faisceaux dorsaux.

Dans les nervures le nombre des faisceaux augmente de la même façon par dédoublement.

Par contre, si l'on supprime expérimentalement une partie asymétrique de la feuille, le système vasculaire du pétiole correspond du côté lésé au système qu'il possédait lors de sa lésion.

*
**

En définitive dans la formation de cet appendice dosiventralisé aplati et à symétrie bilatérale que constitue la feuille *tout se passe comme si cette partie de la phylle croissait par la formation de lobes nouveaux. Tout se passe comme si le système conducteur de cette partie de la phylle se compliquait par la coalescence des éléments prolongeant, dans le sens basipète, les vaisseaux des nervures de lobes de plus en plus éloignés de la base et du centre de la feuille, mais dans un même plan, comme dans la tige les vaisseaux différenciés en aval des éléments des diverses phylles sont coalescents dans un corps cylindrique.*

Tout se passe comme si ces lobes correspondaient à l'évolution de sommets végétatifs secondaires, comme les phylles correspondent à l'évolution d'une portion du mamelon initial qui continue lui-même les cloisonnements de l'œuf primordial.

*
**

En résumé s'il est prouvé, comme l'a démontré CHAUVEAUD, et comme nous venons de le vérifier, que la tige n'est due qu'à la coalescence des caules, et qu'elle ne constitue pas de ce fait une unité, mais un complexe, qu'elle n'a aucune formation qui lui soit propre quel que soit son âge, on pourrait être tenté de conclure que la feuille ne constitue pas non plus une entité mais un complexe appendicularisé et aplati, du moins en ce qui concerne la formation de son appareil vasculaire.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. AGARDH. — Essai sur le développement intérieur des Plantes. Lund, 1829.
2. BARANETZKY. — Epaississements des parois. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1886, 7^e série, **4**.
3. DE BARY. — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane des Phanerogamen und Farne. Leipzig, 1877.
4. BEILLE (L.). — Principe de Botanique Pharmaceutique. Maloine. Paris, 1935.
5. BELZUNG (E.). — Anatomie et Physiologie végétale, p. 217. Alean, édit. Paris, 1900.
6. BERTRAND (C. E.). — Théorie du faisceau. *Bull. Scient. Nord*, 1880, 2^e série, **3**.
7. BERTRAND (C. E.) et CORNAILLE. — *Travaux et Mémoires de l'Université de Lille*, 1902.
8. BERTRAND (P.). — Constitution du système vasculaire des Fougères Ptéridospermées et toutes les Phanérogames anciennes. *C. R. Ac. Sc.*, 1920, **170**, 1282.
9. BERTRAND (P.). — Valeur du Métaxylème centripète des végétaux anciens et primitifs. *C. R. Ac. Sc.*, 1920, **170**, 1001.
10. BERTRAND (P.). — Sur les plantules des Angiospermes, des Fougères et des Lycopodes. *C. R. Ac. Sc.*, 1936, **203**, 204.
11. BERTRAND (P.). — Quatre observations fondamentales pour la compréhension de l'organisme des végétaux vasculaires. *C. R. Ac. Sc.*, 1936, **203**, 106.
12. BERTRAND (P.). — Anatomie et Ontogénie comparées des Végétaux vasculaires. *Bull. Soc. Bot. France*, 1937, **84**, 515.
13. BONNIER (G.). — Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige. *C. R. Ac. Sc.*, 1900, **131**, 1276.
14. BONNIER (G.) et FRIEDEL (J.). — Les vaisseaux spiralés et la croissance en longueur. *Rev. Gén. Bot.*, 1912, **24**, 385.
15. BOUYGUES. — Structure, origine et développement de certaines formations vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones. Thèse Doctorat. Bordeaux, 1902.
16. BOUYGUES. — A propos de la subordination des organes aériens des plantes vasculaires. *P. V. Soc. Linn. Bordeaux*, 1928, **80**, 77-82.
17. BRUNTZ (L.). — Les théories morphologiques concernant la structure primaire de la tige des Phanérogames. Leurs critiques. *Bull. Soc. des Sc. de Nancy*, 1903, série III, **4**, 228.
18. BOWER (F. O.). — The origin of a Land Flora. A theory based upon the facts of alternation. Macmillan and C^o Ltd. London, 1908.
19. BOWER (F. O.). — Size and Form in Plants. Ed. Macmillan and C^o. London, 1930.
20. BOWER (F. O.). — Origine des végétaux peuplant la surface du Continent (traduit par BERTRAND (P.)). *Rev. Gén. Bot.*, 1931, **43**, 1.

21. BUGNON (P.). — Quelques critiques à la théorie de la Phyllorhize et d'une façon générale aux théories phylogéniques fondées seulement sur l'ontogénie des plantes actuelles. *Bull. Soc. Bot. France*, 1921, **68**, 495.
22. BUGNON (P.). — Sur le rôle de l'accroissement intercalaire dans l'évolution de l'appareil conducteur de la jeune plante. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1921, 7^e série, **10**, 43.
23. BUGNON (P.). — L'origine phylogénique des plantes vasculaires d'après LIGNIER et la nouvelle classe des Psyllophytales. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1921-1922, 7^e série, vol. IV, 196.
24. BUGNON (P.). — Sur les homologues des feuilles cotylédonaire. *C. R. Ac. Sc.*, 1923, **176**, 1732.
25. BUGNON (P.). — Dichotomie foliaire chez le Gui (*Viscum album*). *C. R. Ac. Sc.*, 1924, **178**, 1305.
26. BUGNON (P.). — Sur l'hypocotyle de la Mercuriale. *C. R. Ac. Sc.*, 1922, **174**, 954.
27. BUGNON (P.). — Sur la différenciation foliaire basipète de toutes les traces foliaires chez la Mercuriale. *C. R. Ac. Sc.*, 1922, **175**, 897.
28. BUGNON (P.). — L'organisation libero-ligneuse du cotylédon des Monocotylédones expliqué grâce à des phénomènes de dichotomie cotylédonaire. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, Caen, 1923, 7^e série, vol. VI.
29. BUGNON (P.). — Sur les Homologies foliaires chez les Plantes à graines. *Bull. Soc. Bot. France*, 1923, **70**, 732.
30. BUGNON (P.). — Origine, évolution et valeur des concepts de Protoxylème et de Méta-xylème. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1925, 7^e série, vol. VII, 123.
31. BUGNON (P.). — Différenciation de la trace foliaire trifasciculée du *Ribes Sanguineum*. *Bull. Soc. Bot. France*, 1926, **73**, 1032.
32. BUGNON (P.). — La théorie du raccord et le cas de l'*Echinops ritro* L. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1931, 8^e série, 83.
33. BUGNON (P.). — Accélération basifuge et Phylogénie des Plantes à graines. *Bull. Soc. Bot. France*, 1933, **80**, 836.
34. BUGNON (P.). — La théorie de l'Accélération basifuge et les phases évolutives de l'appareil conducteur chez les Plantes à graines. *Bull. Soc. Bot. de Bourgogne*, 1933, vol. IX et *Bull. Soc. Bot. France*, 1934, **81**.
35. BUGNON (P.). — Sur l'évolution du concept de Phyllorhize. *Bull. Soc. Bot. France*, 1933, **80**, 837.
36. BUGNON (P.). — Nouvelles remarques sur la théorie de la Phyllorhize. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1935, 7^e série, vol. VII, 151.
37. BRAUN (A.). — *Verjungung in der Natur*. 1851. Das Individuum der Pflanze. Berlin, 1853.
38. DE CANDOLLE (P.). — Théorie de la feuille. *Archiv. Sc. Biblio. Universelle*, mai 1868.
39. DE CANDOLLE (P.). — Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones. *Mém. Soc. Phys. et H. Nat. Genève*, 1879, **26**.
40. CELAKOWSKY (L.). — Die Gliederung der Kaulom. *Bot. Zeit.*, 1901.
41. CHATIN (Ad.). — Sur la vrille des Cucurbitacées. *C. R. Ac. Sc.*, 1866, **62**, 72.
42. CHATIN (J.). — De la feuille. Thèse Agrég. Ecole sup. Pharmacie. Paris, 1874.

43. CHAUEAUD (G.). — Sur la structure des Plantes vasculaires. *C. R. Ac. Sc.*, 14 janvier 1901.
44. CHAUEAUD (G.). — Formation de la tige chez les Cryptogames Vasculaires. *Bull. Soc. Bot. France*, 1906, 4^e série, **6**.
45. CHAUEAUD (G.). — Sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1910, 9^e sér., **12**, 43.
46. CHAUEAUD (G.). — L'appareil conducteur des Plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1911, 9^e sér., **13**, 113.
47. CHAUEAUD (G.). — Les faits ontogéniques contredisent les hypothèses des Phytonistes. *Bull. Soc. Bot. France*, 1912, 4^e sér., **12**.
48. CHAUEAUD (G.). — Sur l'évolution de l'appareil conducteur dans les *Veronica*. *C. R. Ac. Sc.*, 1913, 1327.
49. CHAUEAUD (G.). — La constitution et l'évolution morphologique du corps chez les Plantes vasculaires. *C. R. Ac. Sc.*, 1914, **158**, 343.
50. CHAUEAUD (G.). — Remarques sur une défense nouvelle de la Rotation du faisceau. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1920, 10^e sér., **65**.
51. CHAUEAUD (G.). — La constitution des Plantes vasculaires révélées par leur ontogénie. Payot, Paris, 1921.
52. CHAUEAUD (G.). — Les principales variations vasculaires dans les premières phyllorhizes des Phanérogames ne sont pas déterminées par l'accroissement intercalaire. *C. R. Ac. Sc.*, 1922, **174**, 1487.
53. CHAUEAUD (G.). — Le protoxylème centripète est toujours primaire, le soi-disant protoxylème centrifuge est souvent secondaire. *Bull. Soc. Bot. France*, 1923, **70**, 426.
54. CHAUEAUD (G.). — Dans le monde des Plantes vasculaires le type unicotylé serait en voie d'acquérir la prépondérance. *Rev. Gén. Bot.*, 1923, **35**, 440.
55. CHAUEAUD (G.). — La tige est une formation plus ou moins complexe qui résulte de la coalescence des caules plus ou moins nombreuses. *Bull. Soc. Bot. France*, 1924, **71**, 580.
56. CHAUEAUD (G.). — Sur les tentatives répétées d'altération de la Phyllorhize. *Bull. Soc. Bot. France*, 1924, **71**, 289.
57. CHAUEAUD (G.). — Les objections contre la théorie de la Phyllorhize ne sont pas justifiées. *Rev. Gén. Bot.*, 1930, **42**, 185.
58. CHAUEAUD (G.). — Remarques sur une nouvelle conception de la Morphologie végétale. *Rev. Gén. Bot.*, 1930, **42**, 313.
59. CHAUEAUD (G.). — Une présentation fantaisiste de la Phyllorhize et de l'évolution vasculaire. *Rev. Gén. Bot.*, 1931, **43**, 87.
60. CHODAT. — *Proceedings of the international Congress of Plants Science*. 1929, I.
61. CHOUARD (P.). — L'édification de la tige des Monocotylédones. *C. R. Ac. Sc.*, 1931, **203**, 1381.
62. CHOUARD (P.). — Le méristème des pousses végétatives de quelques Monocotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1937, 10^e sér., **19**, 83.
63. CLOS. — Rhizotaxie Anatomique. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1852, 3^e sér., **18**.
64. CLOS. — Vrille des Cucurbitacées. *Bull. Soc. Bot. France*, 1857, **3**.

65. COL (A.). — Sur l'interprétation de la disposition des faisceaux dans le pétiole et les nervures foliaires des Dicotylédones. *C. R. Ac. Sc.*, 1903, **135**, 517.
66. COL (A.). — Recherches sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones. Thèse Sciences, Paris, 1904.
67. DE CORDEMOY (J.). — Contribution à l'étude de la Morphologie, Anatomie comparée, Phylogénie, Biogéographie des Casuarinacées. Extrait *Rev. Gén. Bot.*, 1923, **35**, 71.
68. COTTA. — *Naturbeobachtungen*. Weimar, 1806.
69. COURCHET. — *Traité de Botanique*. Paris, 1897.
70. DANGEARD (P. A.). — Recherches sur les plantules des Conifères. *Le Botaniste*, 1892, **3**, 197.
71. DARWIN (E.). — *Phytologia*. 1800.
72. DAUPHINE (A.). — Production expérimentale de l'Accélération dans l'évolution de l'appareil conducteur. *C. R. Ac. Sc.*, 28 novembre 1921, **173**, 1011.
73. DAUPHINE (A.). — L'unité de plan morphologique et structural dans les Plantes vasculaires. *Rev. Gén. Sciences*, 1922, **60**, 830.
74. DAUPHINE (A.). — Accélération évolutive du convergent dans une racine pathologique de Fève. *Bull. Soc. Bot. France*, 1922, **69**, 334.
75. DAUPHINE (A.). — Sur l'existence de l'Accélération provoquée expérimentalement. *Bull. Soc. Bot. France*, 1922, **69**, 781.
76. DAUPHINE (A.). — Polytomie, Polystélie et Accélération vasculaire dans les racines traumatisées. *Bull. Soc. Bot. France*, 1923, **70**, 502.
77. DAUPHINE (A.). — Premiers résultats de la séparation expérimentale en deux phyllorhizes d'embryons dicotylés. *C. R. Ac. Sc.*, 1924, **178**, 1207.
78. DAUPHINE (A.). — Démonstration expérimentale du rapport vasculaire entre la feuille et la racine. *C. R. Ac. Sc.*, 1925, **181**, 1159.
79. DAUPHINE (A.). — Nouvelles expériences sur le rapport vasculaire entre la feuille et la racine. *C. R. Ac. Sc.*, 1926, **182**, 1484.
80. DAUPHINE (A.). — Caractères histologiques des racines développées isolément. *C. R. Ac. Sc.*, 1930, **190**, 1318.
81. DAUPHINE (A.). — Comment s'édifient les Végétaux supérieurs. *Bull. Soc. Avanc. des Sciences*, 1933, 62^e année, n° 116, 203.
82. DAUPHINE (A.). — Au sujet d'une critique récente de l'Accélération basifuge. *Bull. Soc. Bot. France*, 1933, **80**, 834.
83. DAUPHINE (A.). — Différents modes d'épaississements de la membrane chez les Plantes vasculaires. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **198**, 1064.
84. DAUPHINE (A.). — Au sujet des travaux récents sur l'Appareil conducteur des Phanérogames. *Bull. Soc. Bot. France*, mars-avril 1936, **83**.
85. DELPINO (F.). — *Teoria generale della fillotassia. Atti della reale Università di Genova*, 1883, vol. IV, parte II.
86. DOULIOT (H.). — Recherches sur la croissance terminale de la tige des Phanérogames. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1890, 7^e sér., **11**.
87. DUBROWITZKAYA. — Ueber Veräuderungen in den Stielen bewurzelter Blätter von « *Begonia rex* » L. Ueber den Einfluss des Funktionsänderungen eines organs of seine struk-

- tur. Trav. Phytomorphogénèse Inst. Timiriasef. Moscou, II, p. 63, 169. *Bull. Soc. Bot. France*, 1934, **81**, 862.
88. DUCAISNE. — Vrille des Cucurbitacées. *Bull. Soc. Bot. France*, 1857, **4**.
89. DUPETIT-THOUARS. — Essai sur l'organisation des Plantes considérées comme résultat du cours annuel de la Végétation. Paris, 1806.
90. DUTAILLY (M. G.). — Recherches organogéniques sur les formations axillaires chez les Cucurbitacées. *Assoc. Française pour l'Avancement des Sciences*. Le Havre, 1877.
91. DUTAILLY (M. G.). — Recherches anatomiques et organogéniques sur les Cucurbitacées et Passiflorées. *Assoc. Française pour l'Avancement des Sciences*. Montpellier, 1879.
92. ELISEI (F. G.). — Osservazione sull'ontogenese dell'Apparato Cribrolegnoso in « *Mesembrianthemum* ». *Rendic. R. Ac. Lincei Fis. Nat.*, 1933, **17**.
93. ELISEI (F. G.). — Alcuni casi di Identità tra xilemo alterno e xilemo collaterale osservati in plantule rese trasparenti coll'Ipoclorito di Sodio. *Atti Ist. Bot. Università Pavia*, 1937, sér. IV, **9**, 289.
94. FISHER (A.). — Untersuchungen über das Siebröhrensystem des Cucurbitaceen. Berlin, 1884.
95. FLAHAULT (Ch.). — Sur le Talon de la Tigelle de quelques Dicotylédones. *Bull. Soc. Bot. France*, 1877, **24**, 200.
96. FLOT (L.). — Origine commune des tissus dans la feuille et la tige des Phanérogames. *C. R. Ac. Sc.*, 1900, **131**, 1319.
97. FLOT (L.). — Sur les vaisseaux des Feuilles et l'origine foliaire de la tige. *C. R. Ac. Sc.*, 23 mars 1903.
98. FLOT (L.). — Recherches sur la naissance des Faisceaux et Origine foliaire de la tige. *Rev. Gén. Bot.*, 1905, **17**.
99. FOURCROY (Mlle M.). — Influence des divers traumatismes sur la structure des organes végétaux à évolution vasculaire complète. Thèse Sciences. Paris, 1937.
100. FRIEDEL (J.). — Sur les segments foliaires de l'axe hypocotylé. *Rev. Gén. Bot.*, 1911, **23**, 59.
101. GABRIEL (C.) et PELLISSIER (F.). — Une méthode d'éclaircissement et d'étude d'anatomie végétale par transparence (in situ). *Bull. Soc. Bot. France*, 1936, **83**, 816.
102. GABRIEL (C.). — Sur une étuve simple et pratique pour inclusions à la paraffine sous le vide. *Bull. Soc. Bot. France*, 1937, **84**, 499.
103. GABRIEL (C.). — L'utilisation d'injections colorées pour l'étude du tissu conducteur vasculaire chez les Cucurbitacées. *Bull. Soc. Bot. France*, 1937, **84**, 565.
104. GAUDICHAUD. — Recherches générales sur l'Organographie, Physiologie et Organogénie des Végétaux. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1841, **15**.
105. GAUDICHAUD. — Réplique à Monsieur De Mirbel. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1843, 2 sér., **20**.
106. GAUDICHAUD. — Troisième note en réponse au mémoire de M. De Mirbel. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1846, 3^e sér., **1**.
107. GIDON (F.). — Essai sur l'organisation générale et le développement de l'appareil conducteur dans la tige et dans la feuille des Nyctaginacées. *Mém. Soc. Linn. de Normandie*, 1900, **20**.
108. GOETHE. — Versuch. die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. 1790. Zur Morphologie. 1817.

109. GOLDSMITH (Mlle S.). — Beitrage zur Entwicklungsgeschichte Fibrovasalmassen in stengel und in der Hauptwurzel, der Dicotyledonen. Thèse. Zurich, 1876.
110. GRAVIS (A.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia Virginica*. *Mém. Couronné Ac. Royal. Sc. Lettres et Beaux-Arts Belgique*, 1898, **62**.
111. GRAVIS (A.) avec la collaboration de Mlle CONSTANTINESCO (A.). — Contribution à l'anatomie des Amaranthacées. *Arch. Inst. Bot. Université de Liège*, 1907, vol. IV.
112. GRAVIS (A.). — Connexion anatomique de la tige et de la racine. *Ac. Roy. Belgique. Bull. class. Sc.*, 1919, n° 4.
113. GRAVIS (A.). — Réponse à Monsieur Chauveaud. *Bull. Soc. Bot. France*, 1922, **69**, 755.
114. GRELOT. — Système libero-ligneux floral des Gamopétales bicarpellés. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1898, 8° sér.,
115. GRELOT. — Recherches sur le système libero-ligneux floral. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1897, 8° sér., **5**.
116. GUILLARD (Ach.). — Vrille des Cucurbitacées. *Bull. Soc. Bot. France*, 1857, **4**, 142.
117. GUILLARD (Ach.). — Une lacune grave en Anatomie végétale. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1870, 3° sér., **8**.
118. HALLIER. — Beiträge zur Morphologie d. *Sporophylla* n. d. *Trophophylle*s. Hambourg, 1902.
119. HANSTEIN (I.). — De la connexion qui existe entre la disposition des feuilles et la structure de la zone ligneuse des Dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1857, 4° sér., **8**.
120. HANSTEIN (I.). — Die Scheitelzelgruppe in Vegetationspunkt der Phanerogamen. *Festch. die Niederrheinischen Ges. für Natur-und Heilkunde*, 1868, **3**.
121. LA HIRE. — Mémoires de l'Acad. des Sciences pour 1708, p. 231.
122. HOFMEISTER. — Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. II. Leipzig, 1857.
123. HUBER (B.). — Die physiologische Bedeutung der Ring und Zerstreutporigkent. *Ber. D. D. Bot. Gess.*, **53**, 711.
124. DE JUSSIEU. — Cours élémentaire de Botanique. Paris, 1879.
125. JODIN. — Structure asymétrique du pétiole des feuilles composées privées de certains folioles à l'état jeune. *Ass. Française pour l'Avancement des Sciences*. Paris, 1900.
126. DE LANESSAN. — Recherches sur le développement du faisceau dans le sommet des axes et dans les appendices. *Ass. Française pour l'Avancement des Sciences*. Le Havre, 1877.
127. LEMESLE. — Etude Anatomique du genre *Calligonum*. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1934, 10° sér., **16**, 1.
128. LENOIR (M.). — Début de différenciation vasculaire dans les Plantules de *Veronica*. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 7 avril 1913, p. 1084.
129. LENOIR (M.). — Evolution du tissu vasculaire chez quelques plantules de Dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1920, 10° sér., **2**.
130. LESTIBOUDOIS (Th.). — Etude sur l'Anatomie et Physiologie des végétaux. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1840, 2° sér., **14**.
131. LESTIBOUDOIS (Th.). — Phyllotaxie anatomique ou recherches sur les causes organiques des diverses dispositions des Feuilles. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1848, **10**.
132. LESTIBOUDOIS (Th.). — Vrille des Cucurbitacées. *Bull. Soc. Bot. France*, 1857, **4**.

133. LIGNIER (O.). — De l'importance du système libero-ligneux foliaire en anatomie végétale. *C. R. Ac. Sc.*, août 1888.
134. LIGNIER (O.). — De l'influence que la symétrie de la tige exerce sur la distribution, le parcours et contact des faisceaux libero-ligneux. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1888-1889.
135. LIGNIER (O.). — Formation du système libero-ligneux foliaire des Phanérogames. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, février 1889.
136. LIGNIER (O.). — Note sur la fleur de *Candollea*. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1904.
137. LIGNIER (O.). — Equisétales et Sphénophyllales. Leur origine Filicinéenne commune. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1903.
138. LIGNIER (O.). — Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal. *Ass. Française pour l'Avancement des Sciences*. Clermont, 1908, p. 540.
139. LIGNIER (O.). — Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1911, 6^e sér., **3**, 35-62.
140. LIGNIER (O.). — Ce qu'il faut entendre par Mériphyte. *Bull. Soc. Bot. France*, 1911, **58**, 7-9.
141. LOTAR (H. A.). — Essai sur l'anatomie comparée des Cucurbitacées. Thèse Pharmacien Supérieur. Paris, 1881.
142. LOTSY (J. P.). — Verträge uber Botanische Stammesgeschichte. H. G. Faber. Iena, 1909.
143. LUGARESI (E.). — Recherches morphologiques, anatomiques et physiologiques sur le Néflier du Japon. Thèse. Paris, 28 juin 1910.
144. MALPIGHI. — *Anatome plantarum*. 1675.
145. MASSART (J.). — La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale. *Bull. Soc. Bot. de Belgique*, 1894, **33**, fasc. 1.
146. MANTEUFFEL. — Recherches sur la structure et l'évolution des faisceaux conducteurs de *Cucurbita pepo*. *Beich. Bot. Centr.*, 1926, **43**, 153.
147. MEYER (J. C. F.). — *Naturgetreue Darstellung*. Leipzig, 1808.
148. DE MIRBEL. — Note insérée au Bulletin Phyllomatique en 1816, cité par M. Duchartre. *Tr. Bot.* Paris, 1882.
149. DE MIRBEL. — Recherches anatomiques et physiologiques sur quelques végétaux monocotylés. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1843, 2^e sér., **20**.
150. MOELLER (C. F.). — *Æconom. Physical. Abhand.*, 1751, **1** et **5**.
151. MOHL (H.). — Ueber die Cambiumschichte des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältniss zum Dickenwachsthum desselben. *Bot. Zeit.*, 1858, p. 185. — Sur la couche de Cambium de la tige des Phanérogames et ses rapports avec l'accroissement en épaisseur de cette tige. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1858, 4^e sér., **9**.
152. MOHL (H.). — Sur la formation des stomates. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1840, 2^e sér., **13**.
153. MOROT (L.). — Recherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1885, 5^e sér., **20**.
154. MULLER (N. J. C.). — Untersuchungen uber das Wachstum der einzelligervegetationspunkte und die Bedeutung der Schimper-Braun'schen Divergenzwinkel (Verhandlungen der Naturhistorisch-medizin. Vereins zu Heildelberg, **5**, p. 75).
155. NATHAN (R.). — Contribution à l'étude « in situ » de l'Anatomie du *Ceratopteris thalictroides*. Thèse Pharmacie. Marseille, 1937.

156. NAUDIN. — Vrille des Cucurbitacées. *Bull. Soc. Bot. France*, 1857, **4**.
157. NAEGELI (C.). — Ueber das Wachsthum des Stammes und Wurzel bei den Gefässpflanzen. *Beiträge zur Wissenschaft. Botanik*, 1858, Heft IV.
158. PELLISSIER (F.). — Asymétrie provoquée chez le pétiole de *Cucurbita pepo*. *Bull. Soc. Bot. France*, 1936, **83**, 592.
159. PELLISSIER (F.). — Sur un cas de structure anormale de l'Appareil stomatique chez le *Ceratopteris thalictroides*. *Bull. Soc. Bot. France*, 1937, **84**, 190.
160. PELLISSIER (F.). — Le faisceau libero-ligneux en tant qu'unité Anatomique. 71^e Congrès des Sociétés Savantes. Nice, 22 avril 1938, p. 167.
161. PELLISSIER (F.). — Sur un mode d'étude du tissu ligneux par micro-injections intra-vasculaires et coupes. *Bull. Soc. Bot. France*, 1938, **85**, 500.
162. PESEZ (M.). — Sur une rapide méthode de différenciation en Anatomie végétale. *Bull. Soc. Française Microscopie*, 1936, **5**, 163.
163. PETERSEN. — Ueber das Auftreten bikollateraler Gefässbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien und über den Wert für die Systematik. *Bot. Jahrb. Bd.*, 1882, **3**, 359.
164. PETIT (L.). — Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'Anatomie comparée et de la Taxinomie. Thèse Sciences. Paris, 1887.
165. POTONIE (H.). — Ein Blick in die Geschichte der botanischen Morphologie und die Pericaulom-Theorie. G. Fischer. Iena, 1903.
166. PRUNET (A.). — Recherches sur les nœuds et les entre-nœuds de la tige des Dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1890, 7^e sér., **13**, 374.
167. ROSEN HOA (Mlle St.). — Recherches sur la germination et la structure anatomique de quelques espèces de *Plantago*. Diplôme d'Etudes Sup. Paris, 1910.
168. RUSSOW (E. D.). — Vergleichenden Untersuchungen über Leitbündelkryptogamen. *Mém. de l'Académie des Sciences de St-Petersbourg*, 1872, **19**.
169. RUSSOW (E. D.). — Betrachtungen über Leitbündel gewebe. Dorpat, 1875.
170. SANIO (K.). — Vergleich. Untersuc. *Bot. Zeit.*, 1863.
171. SCHACHT. — *Lehrbuch.*, 1856, **1**, 296.
172. SCHENCK (H.). — Ueber die Zerklüftungsvorgänge in anomalen Lianenstämmen. *Jahrb. f. w. Bot. Bd.*, 27, **5**, 581.
173. SCHELLEMBERG (H. C.). — Beiträge zur Kenntniss der Verholzten Zellmembran. Zurich. 1875. *Ref. Bot. Centrall.*, 1896, Bd. VI, S. 115.
174. SCHOUTE (J. C.). — Die Stelar Theorie. G. Fischer et P. Noorhoff. Gromingen, 1903.
175. SCHULTZ (K. H.). — Die Anaphytose oder Verjungung der Pflanzen. Berlin, 1843.
176. SOLEREDER. — Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899.
177. STEINHEIL (A.). — Observations sur le mode d'Accroissement des feuilles. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1837, 2^e sér., **8**.
178. TANSLEY (A. C.). — The evolution of Filicinean vascular system. *New. Phytologist.*, 1907, vol. VI.
179. TASSI (At.). — Vrille des Cucurbitacées. *Traduit de l'Italien. Bull. Sc. Bot. France*, 1857, **4**.

180. THOMAS (H. H.). — The old morphology and the new. *Proceedings of the Linnean Soc. of London*, 1932-1933, part. I, p. 17.
181. TOURY (E.). — Sur la non symétrie bilatérale d'un certain nombre de feuilles. *Rev. Gén. Bot.*, 1913, **25**, 195.
182. TRECUL (A.). — Observations relatives à l'accroissement en diamètre des sujets dicotylédonés ligneux. *Ann. Soc. Nat. Bot.*, 1852, 3^e sér., **17**.
183. TRECUL (A.). — Formation morphologique des feuilles. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1853, 3^e sér., **20**.
184. TRECUL (A.). — Accroissement des végétaux ligneux. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1853, 3^e sér., **19**.
185. TRECUL (A.). — Recherches sur l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1881, 6^e sér., **12**.
186. TRECUL (A.). — Formation des feuilles d'*Aesculus* et ordre d'apparition de leurs premiers vaisseaux. *C. R. Ac. Sc.*, 1891, **61**.
187. VAN TIEGHEM (Ph.). — Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. *Bull. Soc. Nat. Bot.*, 1862, **29**.
188. VAN TIEGHEM (Ph.). — Mémoire sur la racine. Recherches sur la symétrie de structure des végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, janvier 1869, **68** et *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1871, 5^e sér., **13**.
189. VAN TIEGHEM (Ph.). — Mémoire sur les canaux sécréteurs des Plantes. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1872, 5^e sér., **16**.
190. VAN TIEGHEM (Ph.). — Sur la limite du cylindre central et de l'écorce chez les Cryptogames vasculaires. *Journ. de Bot.*, 1888.
191. VAN TIEGHEM (Ph.). — Sur la limite de la racine et de la tige dans l'hypocotyle des Phanérogames. *Journ. de Bot.*, 1889, **5**, 425.
192. VAN TIEGHEM (Ph.). — Anatomie de l'Utriculaire commune. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 5^e sér., **10**, 55.
193. VAN TIEGHEM (Ph.). — Sur le second bois primaire de la racine. *Bull. Soc. Bot. France*, **34**, 101.
194. VAN TIEGHEM (Ph.). — Traité de Botanique. Paris, 1891.
195. VAN TIEGHEM (Ph.). — Eléments de Botanique, 4^e édition, vol. I, p. 181. Masson. Paris, 1906.
196. VUILLEMIN (P.). — L'Amphigonelle et la Phylogénie des Aménatales. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1919, 10^e sér., **1**, 139.
197. VUILLEMIN (P.). — Le Phyllome et le Frondome chez les Angiospermes. *Bull. Soc. Bot. France*, 1924, **71**, 117.
198. VIDAL (L.). — La croissance terminale de la tige et la formation des bourgeons chez l'*Equisetum pallustre*. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1912, 9^e sér., **15**, 1.
199. VLADESCO. — La théorie du Primitive Spindle de F. O. Bower. *Bull. bi-mensuel Soc. Linn. Lyon*, 1931, 10^e année, n^o 9, p. 68.
200. WARMING (E.). — Recherches sur la ramification des Phanérogames principalement au point de vue de la partition du point végétatif. Résumé d'un mémoire danois. *Mém. de l'Académie Roy. de Copenhague*, 5^e sér., classe des sciences, 1872, vol. X, n^o 1.
201. WEISS (J.). — Wachsthumverhältnisse und Gefässbündelverlauf der Piperaceen. *Flora*, 1876. — Markständigen Gefässbündel system und Blattspuren. *Botanisch. Centr.*, 1883, **15**.
202. WOLFF (C. F.). — Theoria generationis. 1759.

203. DE VRIES (H.). — Sur le dédoublement des Phyllopodes. *Dodonea*, 1893.
204. YASUDA (A. I.). — On the comparative anatomy of the Cucurbitacées wild and cultivated in Japan. *Journ. Coll. Sc. Imp. Univers. Tokyo*, 1903, vol. 18, 4.
205. ZIMMERMANN. — Die Cucurbitaceen. Helft I et II. Fischer. Iena. 1922.
206. BREBNER (G.). — On the anatomy of Danaea and other Marrattiaceae. *Ann. of Bot.*, 1902, vol. 16, p. 517.
-

TABLE DES MATIÈRES.

	Pages
AVANT-PROPOS	7
INTRODUCTION	9
I. Exposé analytique chronologique des théories et recherches sur la constitution des plantes vasculaires	11
1° Les précurseurs	11
2° A. La théorie de GAUDICHAUD et ses controverses....	11
B. Les grandes théories	13
3° Les théories de CHAUVEAUD	16
4° Les recherches et travaux récents.....	20
II. Discussion critique des théories ontogéniques d'après Chauveaud	22
A. Les théories caulinaires	22
B. Les théories foliaires	23
C. Les théories phytonnaires.....	23
D. Critiques et défense de l'accélération basifuge.....	24
E. Critiques et défense de la phyllorhize.....	26
III. Objet de travail.....	28
Plan adopté	29

RECHERCHES PERSONNELLES.

A. Techniques employées.	33
B. Justification de la nomenclature employée.	36

PREMIÈRE PARTIE.

Etude de la tige	41
Généralités	41
1. Les faisceaux	42
2. Nomenclature des faisceaux. Terminologie.....	42
3. Parcours et valeur des faisceaux.....	44

CHAPITRE PREMIER.

Constitution de la tige épicotylée.....	46
I. La gemmule	46
Topographie des faisceaux dans la gemmule.....	47
II. La tige épicotylée	48
1° La première phylle épi otylée	50
2° La deuxième phylle épicotylée	52
3° La troisième phylle épicotylée	53
4° La quatrième phylle épicotylée.....	54
5° La cinquième phylle épicotylée	55
Structure définitive du premier entre-nœud au dessus de l'axe hypocotylé	57
Anomalie fréquente	58
Anomalie propre à la première phylle	60
Interprétation synthétique des résultats d'observation..	60
1° Au point de vue morphologie externe.....	60
2° Structure interne	60
A) Faisceaux externes	62
B) Faisceaux internes	62
La différenciation du système conducteur est basipète	63
La portion radiculaire des phyllorhizes épico- tylées ne se forme pas.....	64

CHAPITRE II.

Le Bourgeon terminal	65
Historique	65
I. Exposé analytique de la morphologie et de la diffé- renciation ligneuse chez les phylles les plus récentes..	67
1. Différenciation morphologique des jeunes phylles..	67
2. Différenciation ligneuse de ces phylles.....	68
3. Evolution de la différenciation vasculaire dans la partie phyllaire d'une phyllorhizé plus âgée.....	69
a. Etude du faisceau phyllaire médian.....	70
b. Etude du faisceau latéral droit.....	70
c. Etude du faisceau latéral gauche.....	73
La différenciation ligneuse dans les phylles de C. P.	73
II. Etude du système conducteur de la jeune tige, son rap- port avec la formation des phylles.....	77
Interprétation synthétique des résultats d'observation..	77
a) Anastomoses de faisceaux. Faisceaux simples.	
Faisceaux mixtes complexes	89

b) Anastomoses de vaisseaux, formation des vaisseaux mixtes	91
Dans la différenciation d'un faisceau vers la base du végétal le protoxylème centrifuge devient une trachée récente s'il se différencie accolé à un faisceau plus ancien	92
Les séries transversales de trachéides représentent des plexus intercaulaires	94
Conclusions	95

CHAPITRE III.

Le Bourgeon axillaire	97
Généralités	97
Le bourgeon axillaire des Cucurbitacées. La vrille..	98
Edification du rameau axillaire	99
1. Formation de la 1 ^{re} phylle sur l'aisselle foliaire....	99
Evolution de la partie appendiculaire de la phylle 1 du bourgeon latéral : la vrille.....	100
2. Les phylles postérieures du bourgeon axillaire....	104
Interprétation synthétique des observations sur la formations du bourgeon axillaire	105

CHAPITRE IV.

Etude de la tige adulte.....	108
Définition	108
Morphologie	108
Anatomie générale	109
I. Etude du système conducteur de la tige adulte.....	113
1) Le faisceau de <i>Cucurbita pepo</i>	113
2) Structure comparée des faisceaux	114
II. La participation des phylles dans l'édification du système conducteur de la tige adulte.....	117
A. Sur matériel frais, injection du système conducteur des phylles au moyen de colorants solubles.....	118
a) Injection d'une seule phylle	118
b) Injection de deux phylles consécutives.....	119
c) Injection de quatre phylles consécutives.....	120
d) Injection d'une phylle et du bourgeon latéral.....	125
B. Etude topographique des faisceaux par transparence.	125
Faisceau caulaire B.....	127
Faisceau caulaire C.....	130

Faisceau mixte <i>A</i>	133
Faisceau intercaulaire <i>D</i>	137
Faisceau intercaulaire <i>E</i>	138
Faisceau intercaulaire <i>a</i>	139
Faisceau intercaulaire <i>b</i>	142
Faisceau intercaulaire <i>c</i>	142
Faisceau intercaulaire <i>d</i>	144
Faisceau intercaulaire <i>e</i>	145
Les faisceaux du bourgeon latéral.....	146
C. Etude des anastomoses de faisceaux.....	147
Formation du faisceau <i>a</i>	149
Formation du faisceau <i>b</i>	152
Formation du faisceau <i>c</i>	153
Formation du faisceau <i>d</i>	154
Formation du faisceau <i>e</i>	154
Valeur des faisceaux externes.....	157
Valeur des faisceaux internes.....	157
D. Anastomoses de vaisseaux dans les faisceaux.....	160
La différenciation est basipète pour les gros éléments secondaires (comme pour les autres éléments)	163
E. Les anastomoses transversales	165
Historique (pour les cucurbitacées).....	165
Evolution des anastomoses transversales dans la tige..	167
1) Dans le bourgeon terminal.....	167
2) Dans la tige adulte.....	167
Conclusion	171
F. Les faisceaux réduits.....	172
G. Dédoublement des faisceaux	173
1) Etude d'un fragment de tige présentant des dédoublements	174
2) Causes du dédoublement	177
Les faisceaux externes ne sont pas dédoublés.....	178
Mécanisme des dédoublements	179
Conclusion	180
III. Conséquences dans la tige de l'ablation de la partie appendiculaire à peine ébauchée de certaines phylles...	181
1) Etude des faisceaux caulaires de la phylle lésée....	181
2) Etude des faisceaux intercaulaires de la phylle lésée.	183
Résumé synthétique de l'étude de la tige adulte.....	184

CHAPITRE V.

Etude des vieilles tiges (après floraison).....	187
Définition	187
I. Topographie du système conducteur de la vieille tige	188
1° Les faisceaux externes	188
2° Les faisceaux internes	191
II. Participation des phylles dans l'édification du système conducteur de la vieille tige	192
Etude du système vasculaire de la phylle I.....	193
Etude du faisceau <i>a</i> ¹	193
Conclusions	197

DEUXIÈME PARTIE.

Etude de la feuille	199
I. Morphologie et terminologie	199
II. Anatomie	201
III. L'entité foliaire (historique)	202

CHAPITRE PREMIER.

Etude de la jeune feuille	205
I. Feuille à 3 faisceaux pétiolaires	205
II. Feuille à 5 faisceaux pétiolaires	206
III. Feuille à 7 faisceaux pétiolaires	208
IV. Lobes et nervures de deuxième ordre	209
V. Les nervures de troisième ordre	211
VI. Accroissement du volume des nervures et du nombre d'éléments des faisceaux du limbe	211
VII. Formation de la région anastomotique de la base du pétiole	212
La différenciation vasculaire dans la feuille (historique).	215
Conclusions	216

CHAPITRE II.

Etude de la feuille adulte	219
I. Formation d'une assise génératrice secondaire.....	219
II. Augmentation du nombre des faisceaux des nervures.	220

III. Augmentation du nombre des faisceaux du pétiole (Anastomose de la base du limbe).....	222
A. Feuille à 11 faisceaux	222
1) Examen direct in situ	222
2) Injection sur matériel frais	224
B. Feuille à 14 faisceaux	225
C. Feuille de <i>C. pepo</i> variété Patisson	226
Conclusions	226
IV. Etude de la région nodale basilaire du pétiole	227
Conclusions	230

CHAPITRE III.

Conséquences dans le pétiole de lésions enlevant des sommets végétatifs dans une feuille	232
Interprétation synthétique des observations sur la formation de la feuille	237
Conclusions générales	239
Conclusions ontogéniques et topographiques sur le sys- tème ligneux de la Tige et de la Feuille de <i>C. pepo</i>	241
La Tige	241
La Feuille	247
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	249
TABLE DES MATIÈRES	259

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Conduction des matières minérales chez les végétaux vasculaires.

Vu et approuvé :

Paris, le 31 Mai 1939.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

G. ROUSSY.

IMPRIMERIE M. DECLUME
LONS-LE-SAUNIER.

Imprimé en France.

